



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"DINAMICA POBLACIONAL DE *Mammillaria crucigera*  
(Cactaceae), UNA ESPECIE RARA DE LA REGION  
TEHUACAN-CUICATLAN"

282455

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G A

P R E S E N T A :

CINTHYA CONTRERAS MURO



DIR. TESIS: DRA. MA. TERESA VALVERDE VALDES



2000.

FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO**  
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:  
"Dinámica Poblacional de Mammillaria crucigera (Cactaceae), una Especie Rara de  
la Región Tehuacán- Cuicatlán."

realizado por Cinthya Contreras Muro

con número de cuenta 9124053-8 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis	Dra. María Teresa Valverde Valdés	<i>Ma. Teresa Valverde U.</i>
Propietario	Biól. Carlos Martorell Delgado	<i>[Firma]</i>
Propietario	Biól. Jerónimo Panuncio Reyes Santiago	<i>[Firma]</i>
Suplente	M en C. Mariana Hernández Abolinar	<i>[Firma]</i>
Suplente	Dr. José Santiago Arizaqa Pérez	<i>[Firma]</i>

FACULTAD DE CIENCIAS

Consejo Departamental de Biología

Dra. Edna María Suárez Díaz.  
Coordinadora de Licenciatura

*Edna M. Suárez D.*



A mis padres por apoyarme y brindarme lo más valioso que tengo su amistad y cariño. Por enseñarme que su amor es tan importante como para seguir esforzándose para estar aquí juntos sobre todos los males. Y que a pesar de todo la vida tiene su lado bueno. Gracias los amo.

A mis hermanos por su compañía Kenya, Kathya, Alan. En especial a la más pequeña, quien soporto más mis malos genios. No sean sentidos.

A Elisa (mi abuela) y tío Ramón por ser tan idealistas.

A mi José por compartir tu amor y compañía a mi lado. Por ser mi nueva familia.

A Tere y Charly con cariño.

A Tere por su apoyo, paciencia y mucho más que me brindó y enseñó durante el desarrollo de este trabajo, "gracias".

A las personas que integraron mi comité de sinodales: Dra. María Teresa Valverde Valdés, M en C. Mariana Hernández Apolinar, Dr Santiago Arizaga Pérez, Biól. Jerónimo Reyes y Biól, Carlos Martorrel Delgado, a todos ustedes gracias por sus comentarios y observaciones que me hicieron, para lograr enriquecer este trabajo y a mí.

A los grandes compañeros y amigos, del Laboratorio Especializado de Ecología, por todas nuestras alegrías y tristezas y nuevos caminos, ah! Y por esas salidas al campo, Sandra Quijas, Marcela Ruedas, Ariel Alain, Lucrecia Trejo, Elena Vilchis, Ligia Esparza, Mariana Hernández, Pedro Eloy, Manuela López, Irene Pisanty.

Gracias a Sandra, Marce, Elena, ligia y Mariana, por ayudarme a solucionar los enredos numéricos que tenía en mi cabeza y por su linda y valiosa amistad.

A las personas que de manera indirecta influyeron en mi formación compañeros y maestros, a algunos por su entusiasmo y dedicación en la formación de nuevos sueños y preguntas.

A mis grandes e históricos amigos Gabriela Díaz, Patricia Hernández, Adán Oliveras, Daniel Castillo, Jacobo Cortes, Ricardo Rodríguez, gracias por sus consejos, apoyo, alegrías y confianza.....

A José, por todo aquello de lo cual no tengo palabras y estas serían escasas para agradecer lo que me brindas, te amo

A las personas que perdí, gracias... y aquellas a las que no quise olvidar.

A fundación UNAM por apoyarme con la beca de tesis de licenciatura durante el año de realización de este proyecto.

## Índice

Resumen.....	3
<b>Capítulo 1. Introducción</b>	
1.1 Antecedentes.....	4
1.2 Ecología de poblaciones.....	5
1.3 Conservación y rareza.....	14
1.4 Ecología y conservación de cactáceas.....	21
1.5 Objetivos.....	26
<b>Capítulo 2. Descripción de la especie y sitio de estudio.</b>	
2.1 Descripción de la especie.....	27
2.1.1 Características morfológicas.....	27
2.1.2 Fenología.....	28
2.1.3 Distribución.....	28
2.2 Zona de estudio.....	30
2.2.1 Descripción general del sitio de estudio.....	30
<b>Capítulo 3. Metodología.</b>	
3.1 Elección del sitio de estudio.....	34
3.2 Ubicación y montaje de los cuadros permanentes de muestreo. Medición de los individuos.....	34
3.3 Seguimiento de la fenología reproductiva.....	35
3.4 Experimentos de germinación en condiciones controladas.....	36
3.5 Ensayos de germinación y establecimiento de plántulas en el campo.....	37
3.6 Cálculo de la edad a partir del tamaño.....	38
3.7 Construcción y análisis del modelo matricial.....	39
3.7.1 Categorización.....	39
3.7.2 Fecundidad.....	40
3.7.3 Probabilidad de transición.....	41
3.7.4 Análisis matricial.....	41
3.7.5 Simulaciones numéricas y sus implicaciones para la conservación.....	42
3.7.5.1 Fecundidad y establecimiento de plántulas.....	43
3.7.5.2 Mortalidad.....	43
3.8 Análisis estadísticos.....	43
3.8.1 Comparación de las estructuras poblaciones.....	43
3.8.2 Comparación del número de semillas producidas por fruto y del número de semillas producidas por fruto y del número de frutos producidos por planta.....	44
3.8.3. Cálculo del intervalo de confianza de lambda.....	44
<b>Capítulo 4. Resultados.</b>	
4.1 Demografía descriptiva.....	46
4.1.1 Estimación de la densidad.....	46
4.1.2 Tasa de crecimiento individual.....	46
4.1.3 Estructura de edades.....	47
4.2 Biología reproductiva.....	50
4.2.1 Fenología.....	50
4.2.2 Fecundidad.....	52
4.3 Estadios tempranos.....	54
4.3.1 Ensayos de germinación y establecimiento de plántulas.....	54
4.4 Análisis demográfico por categoría de tamaño.....	57

4.4.1 Análisis matricial.....	59
4.4.2 Matrices de sensibilidades y elasticidades.....	62
4.5 Simulaciones numéricas y sus implicaciones para la conservación.....	65
4.5.1 Fecundidad.....	65
4.5.2 Establecimiento de plántulas.....	66
4.5.3 Mortalidad.....	66
4.5.4 Modificaciones en las entradas de fecundidad y establecimiento de plántulas.....	67

## Capítulo 5. Discusión.

5.1 Demografía descriptiva.....	69
5.2 Biología reproductiva.....	72
5.3 Estadios tempranos de desarrollo.....	75
5.4 Análisis matricial.....	78
5.5 Simulaciones numéricas y sus implicaciones para la conservación.....	82

<b>Conclusiones.....</b>	<b>85</b>
--------------------------	-----------

<b>Referencias.....</b>	<b>86</b>
-------------------------	-----------

## Resumen.

En este trabajo se empleó un modelo matricial de proyección poblacional para estudiar la demografía de *Mammillaria crucigera* (Cactaceae), una especie endémica de la Región de Tehuacán-Cuicatlán. La población estudiada se encuentra en el municipio de San José Tilapa, Puebla. El estudio consiste en un análisis de los parámetros demográficos básicos (sobrevivencia, crecimiento, reproducción) para el periodo comprendido entre el verano de 1997 y el verano de 1998. De los distintos análisis demográficos se obtuvo: a) cálculo de la edad a partir del tamaño, b) registro de la edad a la primer reproducción; c) construcción de matrices de proyección poblacional tipo lefkovicht, d) obtención de la estructura estable de tamaños ( $w$ ), vector de los valores reproductivos ( $v$ ) y la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) y e) simulaciones numéricas de los efectos de cambios potenciales en las entradas de fecundidad, mortalidad y establecimiento de plántulas.

La estructura de edades de la población está representada principalmente por individuos adultos de entre 28 y 40 años; la longevidad máxima estimada fue de 48 años. En cuanto a la fenología reproductiva, la producción de botones florales se inició en noviembre, presentando su máxima producción en enero y culminando en mayo. Los frutos se presentaron a lo largo de todo el año. La producción de estructuras reproductoras mostró una relación con el tamaño de la planta, presentando un incremento conforme aumentó la talla de la planta. La edad a la primer reproducción se estima entre los 10 y los 13 años. El número promedio de semillas por fruto fue de  $20 \pm 12.63$ . En los ensayos de germinación realizados en el laboratorio se observó que el promedio de germinación es de alrededor del 60%. Para estimar los datos de fecundidad de la matriz se utilizaron dos probabilidades hipotéticas de germinación de semillas (0.41 y 0.01). Así, se obtuvieron dos tasas de crecimiento poblacional:  $1.041 \pm 0.057$  y  $0.977 \pm 0.049$ , respectivamente. Los valores de elasticidad más elevados se encuentran en la permanencia de los individuos, principalmente de los adultos de mayor tamaño. Se realizaron simulaciones numéricas, para evaluar bajo que condiciones se obtendría un  $\lambda$  mayor a la unidad. Sólo al aumentar los valores de fecundidad 15 veces de su valor original se obtuvo un  $\lambda$  positiva. Al realizar modificaciones en el establecimiento de plántulas y en la mortalidad no se obtuvieron valores de  $\lambda$  mayores a la unidad. Sin embargo cuando se hicieron modificaciones tanto en la entrada de fecundidad como del establecimiento de plántulas, si se obtuvieron tasas de crecimiento positivas. Con base a todo lo anterior, se propone la reclasificación de *M. crucigera* en la Norma Oficial Mexicana, como una especie vulnerable.



## Capítulo 1. Introducción

### 1.1 Antecedentes.

Las cactáceas son un grupo taxonómico con un gran número de especies en peligro de extinción y, por esta razón, la familia entera está integrada en el apéndice II del CITES. Los tipos de disturbio que influyen de manera más drástica en la reducción de las poblaciones de este grupo son la colecta ilegal de especímenes y la destrucción de su hábitat, entre otros. Estos disturbios generan un gran impacto en las poblaciones de cactáceas, debido a que muchas de las especies de esta familia son muy longevas y presentan bajas tasas de reclutamiento, por ende su capacidad de restablecimiento y regeneración natural se ve limitada.

Dentro de la clasificación de las especies según su estado de conservación, una categoría que presenta cierta confusión es la de especie rara, pues muchas veces es difícil o casi imposible definir si una especie es escasa de manera natural o si se ha visto disminuida en su abundancia o limitada en su distribución por eventos antropogénicos de algún tipo. De esta forma, muchas veces la asignación de las especies a esta categoría de conservación (i.e., rara) se da de manera cualitativa y un tanto subjetiva, por lo que una de las necesidades actuales en esta área está siendo la de generar un conocimiento más profundo de las especies, así como información básica indispensable en la que se incluyan aspectos de su biología y ecología. Esto nos permitirá reconocer cuáles son los principales factores que afectan la distribución y abundancia de las especies, validando por otro lado, si la categoría asignada es la más adecuada para cada caso.

Partiendo de lo anterior, este trabajo pretende abordar el estudio de la dinámica poblacional de *Mammillaria crucigera*, especie catalogada como vulnerable por la IUCN y como rara por el CITES y la Norma Oficial Mexicana, con el objeto de evaluar en términos numéricos el estado de conservación de la especie mediante un modelo matricial de proyección poblacional. En este contexto, el análisis de la dinámica poblacional de una especie rara puede considerarse como una manera de abordar el estudio de los factores ecológicos y demográficos que determinan su abundancia y distribución; además, puede brindarnos información sobre su historia de vida y del estado actual de su población en términos numéricos.

## 1.2 Ecología de poblaciones.

La ecología de poblaciones se encarga del estudio de la dinámica numérica de los organismos de una misma especie a través del tiempo; sus propósitos primordiales son medir, describir, predecir y analizar estos cambios (Begon *et al.* 1986). Para empezar un estudio ecológico a nivel poblacional uno de los principales descriptores es la abundancia, que refleja en el tamaño poblacional o la densidad. La abundancia se ven influida por diversos parámetros poblacionales, entre los que se encuentran la natalidad (B), la mortalidad (D), la inmigración (I) y la emigración (E). Otra característica importante que puede ayudar a analizar y describir a las poblaciones es su estructura poblacional, que puede referirse a diversos aspectos: a) la estructura de edades, es decir la proporción de individuos de cada grupo de edad que integra a una población; b) la estructura de tamaños que nos brinda información sobre la abundancia relativa de individuos grandes y pequeños en función de su biomasa; c) la estructura genética nos describe la relación que existe entre las frecuencias génicas y fenotípicas al interior de una población, que van cambiando de una generación a otra y son afectadas por diversas fuerzas evolutivas (migración, mutación, selección natural y deriva génica); por último, d) la estructura espacial nos describe la variación en la densidad de los individuos dentro del área que ocupa una población (Krebs 1994; Silvertown y Lovett-Doust 1993).

La demografía es una herramienta de gran utilidad en ecología de poblaciones; ésta nos permite estudiar la dinámica poblacional mediante la descripción estadística de diversos parámetros demográficos como: la sobrevivencia, la fecundidad y la mortalidad de una población en un intervalo de tiempo determinado. La importancia de estos parámetros radica en que son los mensajeros de los cambios numéricos de la población a través del tiempo (Larson 1992; Martínez 1997). A principios de este siglo los métodos demográficos fueron desarrollados inicialmente para poblaciones humanas; posteriormente se emplearon en la ecología, brindándonos así nuevas herramientas y teorías sobre la evolución de los patrones demográficos y las historias de vida en la naturaleza. Mucha de la información actual que se tiene sobre estos temas está basada en datos ecológicos y modelos demográficos de diferentes tipos (Caswell 1989; Franco 1990; Krebs 1994).

Un modelo demográfico debe partir del análisis del comportamiento de los diversos parámetros poblacionales, para así poder representar los cambios numéricamente de una población. La dinámica poblacional puede ser analizada en términos cuantitativos, de la siguiente forma:

$$N_{t+1} = N_t + B + I - D - E \quad (1)$$

en donde  $N_{t+1}$  es el número de individuos en la siguiente generación,  $N_t$  es el número de individuos en el tiempo inicial,  $B$  el número de nacimientos,  $D$  el número de individuos que mueren, y  $E$  e  $I$  son respectivamente los emigrantes y los inmigrantes de una población dada.

La descripción y análisis de una sola población en función de los parámetros poblacionales  $D$ ,  $B$ ,  $I$  y  $E$  de manera teórica nos brinda información sobre los cambios numéricos que se dan al interior de la población. Es posible describir el crecimiento de una población con modelos matemáticos relativamente sencillos para especies con generaciones discretas y/o continuas. Los dos modelos teóricos básicos que pueden describir el crecimiento poblacional son el geométrico o exponencial y el logístico (Begon et al. 1986; Soberón 1989; Silvertown y Lovett-Doust 1993; Krebs 1994). El primero fue descrito por Malthus en 1798, y sostiene que las poblaciones pueden crecer indefinidamente en el tiempo, debido a que considera que los recursos son infinitos y que la población es un sistema cerrado (es decir, que no hay emigraciones ni inmigraciones); de esta forma el modelo se construye bajo la suposición de que existen tasas de mortalidad y natalidad constantes en la población. Resumiendo, el crecimiento exponencial es un crecimiento con una tasa de crecimiento per capita constante y mayor que cero:

$$N_{(t)} = N_{(0)} e^{rt} \quad (2)$$

donde  $r$  corresponde a la tasa intrínseca de crecimiento o parámetro Malthusiano, el cual está dado por la diferencia de las tasas de mortalidad y natalidad ( $r = b - d$ ),  $N_{(0)}$  es el tamaño inicial de la población,  $e$  es la constante del logaritmo natural y  $t$  corresponde al tiempo (Odum 1972; Soberón 1989; Krebs 1994; Begon y Mortimer 1996). En esta

ecuación se aprecia que la dinámica poblacional está determinada por la tasa intrínseca de crecimiento ( $r$ ). Cuando  $r$  tiene valores mayores que cero la población crece exponencialmente, cuando sus valores son menores que cero la población decrece y cuando  $r$  es igual a cero la población se mantiene de un tamaño constante en el tiempo.

Esta ecuación puede ser expresada de manera diferencial, asumiendo que los cambios numéricos que ocurren en la población son medibles en intervalos de tiempo muy cortos:

$$dN/dt = rN \quad (3)$$

El modelo anterior no contempla que las poblaciones en la naturaleza generalmente no se comportan así por tiempos prolongados, puesto que las condiciones van cambiando y los recursos son finitos, por lo que las tasas de mortalidad y natalidad no se mantienen constantes en el tiempo. De esta forma, surge el modelo logístico, el cual considera la existencia de límites al crecimiento poblacional, dados por la densidad, es decir se trata de un modelo densodependiente. El tamaño poblacional máximo que puede ser mantenido por el sistema se define como la capacidad de carga ( $K$ ). Esta variable se puede definir también como el punto en el que se alcanza un equilibrio entre las tasas de mortalidad y natalidad, y en donde ya no se dan cambios numéricos positivos o negativos en la población a través del tiempo. El modelo logístico fue propuesto por Verhulst en 1838 y puede representarse a través de la siguiente ecuación:

$$N_t = K / ( 1 + ( K - N_0 ) / N_0 ) e^{-rt} \quad (4)$$

donde  $K$  es la capacidad de carga,  $r$  la tasa instantánea de crecimiento,  $t$  el tiempo y  $e$  la constante de logaritmo natural (Odum 1972; Krebs 1994; Begon *et al.* 1986; Soberón 1989).

Para expresar este modelo de manera diferencial se retoma el modelo exponencial (ecuación 3) pero adicionando el término  $(1-N/K)$ ; que define la capacidad no utilizada de crecimiento y puede ser interpretado como el porcentaje del "área utilizable" del ecosistema que está ocupada por organismos de la especie en estudio (Gotelli 1995). La expresión matemática que representa el crecimiento logístico es la siguiente:

$$dN/dt = rN ( 1-N/K ) (5)$$

Tanto el modelo logístico como el exponencial ignoran una serie de características de las poblaciones reales y que afectan su crecimiento, como son: la variabilidad genética, la migración, la proporción de sexos y la estructura de edades y/o tamaños. Debido a esto, surgen otras herramientas demográficas que consideran el efecto de algunas de las variables anteriores, con lo que se describe la dinámica de la población en estudio de una manera más precisa. Dos ejemplos de esto son las tablas de vida y los modelos matriciales de proyección poblacional, pues ambos parten de la premisa de que la población en estudio está estructurada, ya sea por estadios de desarrollo, por categorías de edad o de tamaño.

Las tablas de vida son un registro de las probabilidades de mortalidad y reproducción de los individuos de una población y frecuentemente se asume que están asociadas a la edad, por lo que generalmente las tablas de vida subdividen a la población en categorías de edad. La tabla de vida, a su vez, puede expresarse gráficamente mediante una curva de sobrevivencia, la cual nos indica numéricamente las fases del ciclo de vida en las que se presenta una mayor mortalidad (Begon *et al.* 1986; Soberón 1989; Silvertown y Lovett-Doust 1993; Gotelli 1995).

Por otro lado los modelos matriciales de proyección poblacional son la expresión dinámica del ciclo de vida de los individuos de una población. Estos modelos están basados en una serie de observaciones con relación al destino de los individuos de una población en un intervalo de tiempo dado, gracias a lo cual es posible proyectar su comportamiento demográfico a través del tiempo bajo las condiciones actuales de sobrevivencia y reproducción (van Groenendael y Slim 1988; Caswell 1989).

Existen diferentes tipos de modelos matriciales, que están relacionados de manera directa con la forma en que se encuentra estructurada la población. El primer modelo matricial utilizado en ecología fue el de Leslie, en 1945, que toma en cuenta la estructura de edades de la población. De este modelo se derivaron otros más complejos, pero basados en el mismo principio, en los que las poblaciones se estructuran ya sea por la talla de los individuos o por su estadio de desarrollo (matriz de Lefkovich), o bien considerando ambas variables (matriz de Goodman); (Silvertown y Lovett-Doust 1993).

La estructura de una población de plantas puede ser descrita en términos de la edad, tamaño o estadio de desarrollo de los individuos que la componen. Los individuos de diferentes categorías de edad contribuyen de manera diferencial a los distintos parámetros demográficos de la población, ya sea en lo que respecta a la fecundidad, la sobrevivencia y/o el crecimiento. Sin embargo, la edad en las plantas puede ser un parámetro engañoso para emplearlo como herramienta de categorización a nivel demográfico, ya que no todos los organismos de la misma edad tienen la misma oportunidad de desarrollarse bajo circunstancias similares, de tal forma que podemos encontrar organismos de la misma edad que presenten tamaños muy diversos. Como el tamaño frecuentemente determina el comportamiento demográfico de muchas plantas (por ejemplo, su sobrevivencia y fecundidad), esta variable resulta un mejor indicador de la estructura poblacional que la edad (Harper y White 1974; Werner y Caswell 1977; Weiner 1988; Silvertown y Lovett-Doust 1993). Por esta razón las matrices de Lefkovich resultan ser las más apropiadas para estudiar la dinámica de poblaciones vegetales.

Los modelos matriciales parten de una serie de supuestos que es muy importante tener en cuenta para el análisis de sus resultados. Por ejemplo, se considera que las tasas vitales que representan el comportamiento demográfico de las diversas categorías de la población se mantienen constantes en el tiempo, sin importar la densidad poblacional, que los individuos que integran cada categoría son iguales entre sí, y que la población se comporta como un sistema cerrado en el que los cambios numéricos dependen sólo de los nacimientos y las muertes (Werner y Caswell 1977; van Groenendael y Slim 1988; Caswell 1989; Silvertown y Lovett-Doust 1993).

Tomando en cuenta los supuestos anteriores, podemos abundar sobre la construcción del modelo matricial básico, el cual se deriva del conocimiento del ciclo de vida de la especie en estudio. Como se mencionó anteriormente, una matriz es la representación dinámica del ciclo de vida de un organismo que podemos representar en la forma de un diagrama del ciclo de vida (Fig. 1.1). El diagrama del ciclo de vida representa los destinos potenciales de los organismos de diferentes categorías en un lapso de tiempo determinado: entre el tiempo ( $t$ ) y el tiempo ( $t+1$ ). Primero, es importante definir la unidad de tiempo que se utilizará, de la cual dependerá tanto la construcción de la matriz como la interpretación de los resultados que se obtengan. Este intervalo de

tiempo puede variar según la historia de vida de la especie en estudio, pudiendo ser de días, meses o años. Otro aspecto a definir es el número de estadios o categorías de tamaño en las cuales será subdividida la población en estudio, asignándoles un orden y representado por medio de flechas las posibles contribuciones de cada una a las demás entre el tiempo  $t$  y el tiempo  $t+1$ , ya sea por crecimiento, reproducción y/o retrogresión (Fig. 1.1) (Caswell 1989; Silvertown y Lovett-Doust 1993; Martínez 1997).

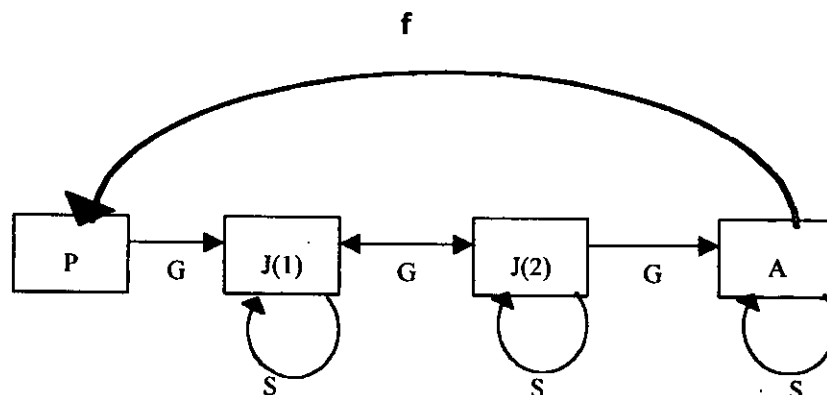


Figura 1.1. Diagrama del ciclo de vida de un organismo hipotético

La Fig. 1.1 representa el ciclo de vida de un organismo hipotético; las flechas indican las posibles transiciones que pueden llevar a cabo los organismos de cada una de las categorías, así como las posibles contribuciones a otras categorías, las cuales están dadas en términos de Fecundidad ( $f$ ), crecimiento ( $G$ ) y permanencia ( $S$ ). Esta información es la que se utiliza para construir la matriz de proyección poblacional.

Una matriz es un arreglo rectangular de símbolos, funciones o variables, con dimensiones  $m \times n$ , donde  $m$  es el número de renglones y  $n$  el número de columnas. El tipo de matrices que se emplean en demografía tienen la propiedad de poseer el mismo número de columnas que de renglones, el cual está dado por el número de categorías en que se subdivide a una población (Caswell 1989; Silvertown y Lovett-Doust 1993). El modelo matricial básico está representado por la siguiente expresión matemática:

$$n_{(t+1)} = A n_{(t)} \quad (6)$$

donde  $A$  es una matriz cuadrada no negativa y  $n$  es un vector que representa la abundancia relativa de los individuos de cada categoría en los tiempos  $t$  y  $t+1$ . Cada entrada de la matriz  $A$  denotada por  $a_{ij}$ , representa la contribución promedio per cápita de la categoría de tamaño  $j$  al tiempo  $t$  a la categoría del tamaño  $i$  al tiempo  $t+1$ . Estos

coeficientes son las probabilidades de transición o las contribuciones entre categorías y están dadas por distintos parámetros demográficos, como la natalidad, mortalidad y sobrevivencia (van Groenendael *et al.* 1988; Caswell 1989). La matriz correspondiente a la gráfica del ciclo de vida del organismo hipotético de la Fig. 1.1 se encuentra representada en la Fig. 1.2.

$$\begin{array}{l}
 \text{A=} \\
 \text{(t+1)}
 \end{array}
 \left(
 \begin{array}{c}
 \text{P} \\
 \text{J1} \\
 \text{J2} \\
 \text{A}
 \end{array}
 \begin{array}{ccccc}
 & \text{P} & \text{J1} & \text{J2} & \text{A} \\
 \text{P} & \text{---} & \text{---} & \text{---} & \text{F14} \\
 \text{J1} & \text{G21} & \text{S22} & \text{R23} & \text{---} \\
 \text{J2} & \text{---} & \text{G32} & \text{S33} & \text{---} \\
 \text{A} & \text{---} & \text{---} & \text{G43} & \text{S44}
 \end{array}
 \right)$$

Fig 1.2 Representación esquemática de la matriz de Lefkovitch correspondiente al organismo hipotético representado en la Fig.1.1.

En la diagonal principal de la matriz se encuentra la permanencia de los individuos en su misma categoría (S), por debajo de ésta se encuentra las transiciones que representan el crecimiento (G), por arriba de la diagonal se encuentran las retrogresiones (R) (pérdida de biomasa) o clonación y en el primer renglón se incorporan las fecundidades ( F ).

A partir de la matriz de proyección poblacional es posible obtener una serie de datos demográficos de la población que representa, como son el vector de la estructura estable de edades o de tamaños, el vector de los valores reproductivos por categoría y la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ). Estos datos corresponden a ciertas propiedades matemáticas de la matriz (Caswell 1989), como se detalla a continuación.

El vector de la estructura estable de tamaños o edades tiene una correspondencia directa con el eigen-vector derecho de la matriz,  $w$ . Este se obtiene mediante un proceso llamado iteración que consiste en multiplicar la matriz por el vector que representa la estructura de la población en el tiempo  $t_0$  y repetir esta operación con los vectores que vayan resultando de cada multiplicación. Así, llegará un momento en el que las



proporciones internas del vector resultante se mantengan constantes. Este vector se conoce como el eigen-vector derecho de la matriz,  $w$ , y tiene la siguiente propiedad:

$$Aw = \lambda w \quad (7)$$

Es decir, es equivalente multiplicar la matriz por el vector  $w$ , que el vector por un escalar; desde el punto de vista matemático, este escalar es la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), que tiene una relación directa con el parámetro Malthusiano ( $r$ ) según la siguiente expresión:

$$r = \ln \lambda \quad (8)$$

La tasa de crecimiento poblacional se refiere a la tasa de cambio y también puede definirse como  $\lambda = N_{t+1}/N_t$  (donde  $N$  es igual al tamaño de la población), de tal forma que cuando  $\lambda = 1$  podemos concluir que la población se está manteniendo en un equilibrio numérico; si  $\lambda > 1$  nos indica que la población está creciendo y si  $\lambda < 1$  entonces podemos concluir que la población está decreciendo. La tasa de crecimiento poblacional tiene una correspondencia directa con el eigen-vector dominante de la matriz  $A$ , y que cumple con la condición expresada en la ecuación (8).

El vector que representa los valores reproductivos específicos por categoría,  $v$ , y que se refiere, en términos proporcionales, al valor presente de la progenie futura de un individuo promedio de cada categoría, tiene una correspondencia directa con el eigen-vector izquierdo de la matriz, que cumple con la siguiente condición (van Groenendal y Slim 1988; Caswell 1989; Cochran y Ellner 1992):

$$v' A = \lambda v \quad (9)$$

en donde  $v'$  representa el vector transpuesto de  $v$ . Una forma de obtener el eigen-vector izquierdo de  $A$  es calculando el eigen vector derecho de  $A'$  ( $A$  transpuesta) (Caswell 1989).

Dado que,  $\lambda$ , la tasa de crecimiento de la población representada por la matriz  $A$  es una función de todas las entradas  $a_{ij}$  de la matriz y cada una de ellas contribuye de manera diferente al valor final de  $\lambda$ , es posible suponer que  $\lambda$  cambiará diferencialmente al variar el valor de cada una de las  $a_{ij}$ . Los análisis de sensibilidad y elasticidad nos permiten predecir la manera en que cambiaría  $\lambda$  en respuesta a pequeños

cambios en cada una de las entradas de  $A$ . Tales cambios en las  $a_{ij}$  podrían representar, por ejemplo, variantes hipotéticas en el ciclo de vida de la especie que sería de interés evaluar en determinado momento. Gracias a los análisis de sensibilidad y elasticidad es posible, además, evaluar los efectos de posibles errores de estimación en las  $a_{ij}$  sobre el valor de  $\lambda$ , lo cual puede ser de gran interés cuando se trabaja con valores estimados. Así mismo, este tipo de análisis nos cuantifica los efectos posibles de perturbación del ambiente sobre la tasa de crecimiento poblacional; por ejemplo hay factores ambientales que afectan la sobrevivencia pero no la reproducción y otros que afectan el crecimiento pero no la sobrevivencia. Además las respuestas de los individuos a los distintos factores ambientales varía según el estadio, lo cual también puede evaluarse a partir de los análisis de sensibilidad y elasticidad. Por último mediante estos análisis nos es posible evaluar las alternativas de conservación y manejo para especies en peligro o para especies sujetas a explotación por parte del hombre (Piñero *et al.* 1984; Caswell 1989; Menges 1990).

La sensibilidad mide el impacto en la tasa de crecimiento poblacional, de un cambio infinitesimal en cada una de las entradas  $a_{ij}$  de la matriz, en comparación con el efecto de cambios de igual magnitud en otros elementos de la matriz (Piñero *et al.* 1984; de Kroon *et al.* 1986; Caswell 1989; Silvertown y Lovett-Doust 1993). La sensibilidad de  $\lambda$  a cambios en las  $a_{ij}$  es proporcional al producto del  $i$ -ésimo elemento del vector de los valores reproductivos ( $v$ ) por el  $j$ -ésimo elemento del vector de la estructura estable de estadios ( $w$ ). La matriz de sensibilidades ( $S_{ij}$ ) tiene sus elementos definidos por:

$$S_{ij} = v_i w_j / \langle wv \rangle = \delta \lambda / \delta a_{ij} \quad (10)$$

donde  $w_j$  es el  $j$ -ésimo elemento del vector  $w$ ,  $v_i$  es el  $i$ -ésimo elemento de  $v$  y  $\langle wv \rangle$  denota el producto escalar entre los vectores  $w$  y  $v$  (de Kroon *et al.* 1986; Caswell 1989).

Las sensibilidades miden la sensibilidad absoluta de  $\lambda$  a cambios absolutos en cada entrada  $a_{ij}$ , pero debido a que los valores de la fecundidad pueden ser mayores que la unidad y las probabilidades de transición no pueden ser mayores que la unidad, estamos hablando de medidas que están dadas en diferentes escalas, por lo que resulta difícil efectuar comparaciones directas entre las diferentes entradas de la matriz o entre poblaciones distintas. Como solución a esto, Caswell (1989) y de Kroon (1986) proponen

el cálculo de la elasticidad, que es una medida de sensibilidad proporcional. La elasticidad mide la contribución proporcional de cada una de las entradas,  $a_{ij}$ , a  $\lambda$ . La sensibilidad proporcional de  $\lambda$  ante cambios proporcionales en cada  $a_{ij}$  se expresa como:

$$e_{ij} = (a_{ij}/\lambda) (\delta\lambda / \delta a_{ij}) = (a_{ij} / \lambda) S_{ij} \quad (11)$$

La elasticidad es una medida estandarizada, por lo que resulta ser una herramienta muy útil para comparar los patrones demográficos de distintas poblaciones. Mediante el análisis de los valores de las  $e_{ij}$  se evalúa la contribución relativa de cada elemento de la matriz a  $\lambda$ , ya que la suma de las elasticidades de todos los elementos de la matriz es igual a la unidad (de Kroon *et al.* 1986; Caswell 1989; Mesterton y Gibbons 1993).

Los análisis de elasticidad nos brindan la posibilidad de generar hipótesis acerca del destino potencial de una población bajo condiciones de manejo particulares, ya que nos brinda información del estado actual de la población en su entorno natural y de las fases del ciclo de vida que presentan mayor vulnerabilidad, dándonos así elementos para fundamentar o evaluar diversos criterios de manejo y conservación de especies raras, vulnerables o en peligro, es decir, sujetas algún tipo de explotación (Menges 1990).

### 1.3 Conservación y rareza

El hombre ha adquirido, a lo largo de su historia, un papel ecológico determinante en la tierra; entre otras cosas, ha incidido de manera directa en la modificación de su propio entorno natural, ocasionando con ello la extinción de distintos grupos taxonómicos. Hoy en día existe una conciencia creciente sobre este problema, de ahí que se ha dado un surgimiento de agrupaciones ecologistas, organizaciones científicas e instituciones gubernamentales para la protección de especies, comunidades y ecosistemas enteros, dando lugar al desarrollo de la biología de la conservación (Eguiarte y Piñero 1990; Fiedler y Jain 1992; Primack 1993; Ramamoorthy y Elliot 1998). Se trata de una ciencia multidisciplinaria que coadyuva a la resolución de la crisis ecológica de la diversidad biológica de nuestro planeta, abarcando diversos aspectos como el socioeconómico, biológico y legal. Sus principales objetivos son investigar cuáles son los impactos humanos en la diversidad biológica de la tierra, establecer propuestas de prácticas de

aprovechamiento de los recursos para prevenir la extinción de especies y mantener su variabilidad genética, con el propósito de asegurar su persistencia a largo plazo (Eguiarte y Piñero 1990; Primack 1993; Soulé 1993; Cardel *et al.* 1997). En la biología de la conservación es importante diferenciar entre el término conservar y preservar; este último implica simplemente mantener vivos a algunos ejemplares de la especie en estudio, mientras que el término conservación se refiere a mantener las condiciones que permite que los individuos sigan evolucionando y que continúen a largo plazo con sus procesos de adaptación y especiación (Eguiarte 1990; Soulé 1993).

La extinción de las especies puede darse como resultado de procesos naturales, aunque también puede ser producto de las actividades humanas, en cuyo caso pueden presentarse procesos poblacionales de decaimiento numérico sumamente rápidos que conllevan a la desaparición de especies o a una reducción irreversible de su abundancia (Primack 1993). Las especies se vuelven particularmente vulnerables a extinguirse cuando se reduce el tamaño de su hábitat y sus números poblacionales decaen dramáticamente, o bien son bajos de manera natural. Sin embargo, hay diferentes grados de vulnerabilidad de las especies, de tal forma que una de las actividades importantes enfocadas hacia la conservación ha sido la de crear esquemas de categorización de las especies con base a su supuesto riesgo de extinción, a partir de lo cual se determinan las prioridades que se tomarán en cuenta para su protección. Existen diferentes clasificaciones al respecto basadas en criterios diversos reconociéndose básicamente las siguientes categorías:

a) **Especies en peligro:** Aquellas especies o subespecies cuyas áreas de distribución o tamaño poblacional han sido disminuidos drásticamente, poniendo en riesgo su viabilidad biológica en toda su área de distribución como consecuencia de la modificación o destrucción de su hábitat, sobreexplotación, enfermedades y depredación, entre otros (Ceballos 1993; Primack 1993; Norma Oficial Mexicana 1994; Hunt 1992).

b) **Especies amenazadas o vulnerables:** Especies o subespecies que podrían alcanzar la categoría de en peligro de extinción, si operan factores de manera frecuente que ocasionen el deterioro o modificación de su hábitat o la disminución de sus tamaños poblacionales (Ceballos 1993; Primack 1993; Norma Oficial Mexicana 1994).

c) **Especies raras:** Especies o subespecies cuya población es biológicamente viable, aunque escasa de manera natural, pudiendo estar restringida a un área de distribución reducida o a hábitats muy específicos (Primack 1993; Norma Oficial Mexicana 1994).

d) **Especies sujetas a protección especial:** Aquellas especies o subespecies sujetas a limitaciones o vedas para su aprovechamiento, por tener poblaciones reducidas o tener una distribución geográfica restringida o con el propósito de lograr su recuperación así como la conservación de especies asociadas (Primack 1993; Norma Oficial Mexicana 1994).

Estas listas tienen como objetivo clasificar el *estatus* de conservación de las especies y coadyuvar a su conservación, brindando elementos para la planeación de reservas, así como la formulación de nuevos planes de desarrollo para proveer información actualizada para propuestas legislativas, y ofrecer criterios para categorizar a nuevas especies (Gaston 1994).

En términos generales existen dos tipos de métodos que nos permiten evaluar la categoría de conservación en la que se encuentra una especie: a) monitoreo y b) análisis de viabilidad poblacional (PVA). Los primeros consisten en observar el comportamiento de las especies en condiciones naturales a través del tiempo. Esto nos proporciona información sobre las respuestas de las poblaciones a los cambios ambientales (disturbios, variaciones climáticas, fragmentación de su hábitat, etc.). Dentro de los métodos de monitoreo pueden considerarse a la generación de inventarios, la realización de análisis de sobrevivencia y a los estudios demográficos (Primack 1993). Este último, nos proporciona mayor información, por lo que es uno de los métodos de análisis más empleados en la toma de decisiones para generar estrategias de conservación y para el manejo de los recursos en el caso de poblaciones de plantas que están sujetas a algún tipo de protección especial (Caswell 1989; Menges 1990; Primack 1993).

Por su parte, los análisis de viabilidad poblacional (PVA) se pueden considerar como una extensión de los estudios demográficos, aunque su énfasis es determinar si las especies en cuestión tienen la capacidad de persistir en un ambiente determinado, cuando estas puede verse afectadas por diversos eventos como, fragmentación, perturbación y deterioro del hábitat (Menges 1992; Primack 1993). Los PVA se basan en

el análisis de las poblaciones, utilizando parámetros como la tasa de crecimiento poblacional, el tamaño poblacional y aspectos de la genética poblacional (Primack 1993), y buscan determinar el tamaño mínimo de una poblacional viable (MVP) en términos genéticos y demográficos (Soulé 1993).

Con respecto al esquema de clasificación de especies, según su *estatus* de conservación, la categoría de "especie rara" es un poco ambigua, pues muchas veces es difícil o casi imposible definir si una especie es escasa de manera natural, o si en realidad se ha visto disminuida numéricamente por eventos antropogénicos de algún tipo. Asimismo, una misma especie puede ser muy escasa en ciertas localidades pero relativamente abundante en otras, y estas diferencias en abundancia podrían deberse a cuestiones bióticas o abióticas naturales, o bien a efectos relacionados con la intervención humana, lo cual en ocasiones es difícil de discernir.

El término "rareza" es uno de los más confusos en los esquemas de clasificación, y a su vez es uno de los que con más frecuencia se emplea en los esfuerzos de conservación (Primack 1993; Gaston 1994). Por ello, este concepto merece atención especial. Por ejemplo, la "rareza" puede utilizarse a nivel puramente intuitivo para denotar a aquellos organismos que a juicio del observador se presentan con una frecuencia baja; en este sentido estos organismos son un componente importante de muchas medidas de diversidad de las comunidades. También se aplica a aquellos registros florísticos o faunísticos que ocurren de manera esporádica, o a especies que presentan bajas densidades o están restringidas a escalas espaciales pequeñas. Además se puede utilizar para referirse a especies cuyos individuos se presentan muy dispersos en el espacio y separados unos de otros. (Primack 1993; Gaston 1994; Norma Oficial Mexicana 1994).

Algunos de los parámetros que se emplean para definir a una especie como rara son la especificidad de su hábitat, su persistencia a través del tiempo evolutivo y ecológico, y sus bajas abundancias o áreas de distribución restringidas (Harper 1981; Fiedler y Jain 1992; Gaston 1994).

Rabinowitz (1981) ha estudiado de manera detallada el concepto de rareza y sugiere que el nivel de rareza ecológica de las especies se da en varias escalas, las cuales dependen de su distribución geográfica, de la especificidad de su hábitat y de su

abundancia local. Cada uno de estos atributos está relacionado de alguna forma con la rareza; ésta se puede definir de las siguientes maneras, según la variable de que se trate:

- a) Geográficamente: especies, consideradas raras, que solo crecen en regiones muy específicas dando lugar a fuertes endemismos geográficos (Rabinowitz 1981; Ezcurra 1990); un ejemplo es *Andropogon niveaus*, que se encuentra restringido ala parte central de Florida, mientras que otra especie del mismo género, *A. gerardi*, se distribuye desde Florida hasta Quebec (Rabinowitz 1981)
- b) En términos de su hábitat: esto ocurre en taxas que son muy específicos en cuanto al lugar donde viven y no pueden establecerse en otros sitios; a estas especies se les define como estenotecas, término que surge en ecología para expresar los grados relativos de tolerancia de las especies a ambientes particulares (Odum 1972; Rabinowitz 1981; Ezcurra 1990). Un ejemplo de este fenómeno es *Sellaginella gypsophila* una especie que sólo crece en suelos yesosos en el estado de Nuevo León, presentando además densidades poblacionales bajas. En contraste, *Sellaginella lepidophyla* crece en una gran variedad de ambientes y sustratos, ya sea en bosques o praderas en sitios abiertos, y en lugares con gran variedad de regímenes de humedad, por lo tanto, es una especie comparativamente más común (Riba 1998).
- c) Demográficamente: se aplica a aquellas especies que presentan bajas densidades en toda su área de distribución, aunque ésta sea amplia y aunque no se restrinjan a un hábitat en particular (Rabinowitz 1981; Ezcurra 1990). Un ejemplo es *Pinus cembroides* la cual es una especie con amplia distribución en la República Mexicana, abarcando cerca de 16 entidades federativas al sur y llegando hasta Puebla y Veracruz, aunque sus poblaciones son generalmente de bajas densidades (Styles 1998).

Al combinar los dos estados contrastantes de cada uno de los tres atributos descritos con anterioridad se definen siete tipos de rareza biológica según la propuesta de Rabinowitz (1981) (Tabla 1.1). La única excepción es el primer renglón de la tabla, que define las condiciones que corresponden a las especies comunes.

Tabla 1.1 Clasificación de los tipos de rareza, según Rabinowitz (1981)

Distribución geográfica	Especificidad de hábitat	Tamaño poblacional	Tipo de rareza
Amplia	Extensa	Grande. Especies dominantes	Localmente abundantes en una gran extensión geográfica y en varios hábitats
Amplia	Extensa	Pequeño. Especies poco dominantes	Tipo1: Se distribuyen sobre grandes extensiones y en varios hábitats, pero a densidades muy bajas.
Amplia	Estrecha	Grande. Especies dominantes	Tipo 2: Localmente son abundantes en una gran extensión, pero se presentan en hábitats específicos
Amplia	Estrecha	Pequeño. Especies no dominantes	Tipo 3: Se distribuyen en hábitats específicos, a bajas densidades pero en grandes extensiones.
Restringida	Extenso	Grande. Especies dominantes	Tipo 4: Localmente son abundantes en varios hábitats, pero se restringen a una región geográfica particular.
Restringida	Extenso	Pequeño. Especies no dominantes	Tipo 5: Geográficamente localizada, pero se restringe en varios hábitats a bajas densidades.
Restringida	Estrecha	Grande. Especies dominantes	Tipo 6: Localmente abundantes en hábitats específicos, pero restringida geográficamente.
Restringida	Estrecha	Pequeño. Especies no dominantes	Tipo 7: Geográficamente restringida y ocupando varios hábitats específicos a bajas densidades

¿Cuáles son las causas que influyen en que las especies sean raras? Para contestar esta pregunta es necesario determinar el comportamiento biológico de las especies raras, para determinar cuáles son los factores que determinan o limitan su abundancia y distribución (Harper 1981; Gaston 1994). La abundancia y la distribución espacial de cualquier especie, puede verse limitada por factores tanto bióticos como abióticos, ya que en una población inciden de manera continua una serie de elementos que afectan su comportamiento (Harper 1981; Gaston 1994; Primack 1993). La variación espacio- temporal en la abundancia de una especie, es de gran importancia en el análisis del nivel de rareza, debido a que pueden presentarse especies que sean muy comunes durante alguna época del año y ser raras en otras épocas; otras especies tienen una amplia distribución geográfica cuando son vistas a una escala espacial regional, pero



pueden comportarse como especies raras cuando se estudian a nivel local. Por esta razón es necesario definir la escala espacial y temporal con la que se pretenderá describir la rareza de las especies (Harper 1981; Menges 1990; Primack 1993; Gaston 1994).

Con respecto a la escala temporal, podemos observar cuatro tipos de comportamiento: a) aquellas especies que siempre permanecen comunes; b) especies que siempre son raras; c) especies que son comunes y luego pasan a raras y d) especies que eran raras y pasan a ser comunes (Harper 1981). Esta clasificación permite visualizar el tipo de errores que se pueden cometer al tratar de determinar la rareza de las especies sin tomar en cuenta sus variaciones temporales (Harper 1981; Primack 1993). Con respecto a la variable espacial, es importante tener en cuenta que la distribución de las especies nos habla de su capacidad de colonización, de sus limitantes biológicas y de la dinámica con la que responden a diversos factores ambientales; así el área de distribución de las especies debe entenderse como la manifestación puntual de un proceso muy dinámico afectado por un sinnúmero de variables (Harper 1981; Rabinowitz 1981; Primack 1993).

El tamaño o la cantidad de biomasa de los organismos de una especie también influye en que se clasifique como rara o no, debido a que resulta más sencillo identificar individuos que presentan mayor biomasa, y en consecuencia determinar su distribución, mientras que aquellos individuos con biomasa muy pequeñas, son más difíciles de identificar en áreas de gran tamaño, por lo que es más probable que se asignen a la categoría de especies raras (Gaston 1994). Muchos otros factores influyen en que las especies sean clasificadas como raras. Sólo por mencionar algunos ejemplos, pueden considerarse a los siguientes: la escala geográfica (local, regional), el método de muestreo, la introducción o arribo de especies exóticas, la destrucción del hábitat, la capacidad de dispersarse y colonizar sitios susceptibles de colonización, los sistemas reproductivos, la dinámica de restablecimiento de las especies después de algún evento de perturbación, y los depredadores y patógenos que pueden regular el tamaño poblacional (Harper 1981; Rabinowitz 1981; Primack 1993; Gaston 1994).

#### 1.4 Ecología y conservación de cactáceas

La familia Cactaceae comprende aproximadamente 110 géneros y 2000 especies, las cuales se distribuyen principalmente en las regiones áridas y semiáridas de América (Arias 1994; Hernández *et al.* 1994; Godínez-Alvaréz 1998). Las cactáceas son un grupo endémico de este continente a excepción de *Ripsalis* sp, y se distinguen por presentar tejidos suculentos, espinas y areolas con fieltro, así como por la reducción y/o ausencia de hojas. Estas características en conjunto les confieren a estos cactus la capacidad de soportar condiciones adversas de sequía prolongadas y altos niveles de irradiación solar (Bravo-Hollis 1978; León de la Luz y Valiente-Banuet 1994; Godínez-Alvaréz 1998).

México es un importante centro de concentración de cactáceas y es considerado uno de los puntos de diversificación de la familia. Debido a sus características fisiográficas, topográficas, climatológicas y orográficas, en nuestro país se concentra un alto nivel de endemismos (Bravo-Hollis 1978; Hernández y Godínez-Alvaréz 1994). En la República Mexicana hay cuatro regiones con un gran diversidad de cactáceas, reconocidas todas ellas por su gran importancia biológica: los desiertos Sonorense, Chihuahuense, Querétaro- Hidalguense y el Tehuacanense, los cuales cubren aproximadamente el 60% de la extensión territorial del país, abarcando cerca de 17 entidades de la República (Arias 1994; Godínez-Alvarez 1998; León de la Luz y Valiente-Banuet 1994). La gran diversidad florística de estos desiertos, nos habla de la importancia de estos ecosistemas, ya que además de ser muy diversos, presentan un alto grado de endemismos, particularmente en lo que respecta a la familia cactaceae, tanto a nivel genérico (73%) como específico (78%). Según Hernández *et al.* (1994) y Anderson y Taylor (1994) en México existen alrededor de 796 especies reconocidas, de las cuales el 78% son endémicas de nuestro país, además México cuenta con el 40 % del total de las especies descritas de la familia. Por su parte Bravo-Hollis (1978) y Bravo-Hollis y Sánchez- Mejorada (1991) reportan alrededor de 850 especies, siendo el 84% endémicas de nuestro país.

Las cactáceas son un grupo taxonómico con un gran número de especies en peligro, y la familia entera está incluida en el apéndice II de CITES que establece las restricciones para las especies con menor grado de amenaza. Los tipos de disturbio que influyen de manera mas drástica en la reducción de las poblaciones del grupo son la

colecta ilegal de especímenes y la destrucción del hábitat para la conversión a tierras agrícolas y /o pecuarias. Estos disturbios generan un gran impacto en las poblaciones de cactáceas debido a que estas usualmente presentan tasas de crecimiento individual y poblacional muy bajas, ciclos de vida largos y bajas tasas de reclutamiento, por lo que la capacidad de restablecimiento o recuperación es limitada; en otras palabras, las cactáceas aparentemente son especies vulnerables a cualquier fuente de disturbio (Hernández y Godínez 1994; Hernández y Barcenás 1995). Debido a esto, las cactáceas son un grupo cuyos problemas de conservación requieren de atención inmediata. Una de las primeras necesidades es generar un conocimiento general de las especies y de los sistemas que se requiere conservar, así como información básica, indispensable en la que se incluyan aspectos de su biología y ecología; lo anterior nos permitirá reconocer cuáles son los principales factores que afectan su distribución y abundancia. Actualmente empieza a explorarse, como parte de la biología de la conservación, un área de la ecología, que comprende a los estudios demográficos y poblacionales; ésta tiene la ventaja de brindarnos información acerca de las historias de vida de las especies en estudio, así como del estado actual de las poblaciones en términos numéricos. La ecología poblacional, junto con la genética de poblaciones, puede generar información que permita proponer alternativas de conservación adecuadas para las poblaciones en peligro o para aquellas a las que se les asigne alguna categoría de conservación en un futuro próximo.

Algunos estudios poblacionales que se han desarrollado en especies de cactáceas muestran que presentan varias peculiaridades en lo que respecta a su ciclo de vida y características demográficas. Se ha encontrado que las tasa de crecimiento individual son muy lentas y que la longevidad de las especies suele ser alta (Trujillo 1992; Zavala-Hurtado y Díaz-Solis 1995; Quijas 1999). Además, las fases tempranas del desarrollo presentan una gran mortalidad (Pierson y Turner 1998; Esparza 1998); esta mortalidad se ve reducida cuando la plántulas se establecen bajo la cobertura de otras especies, que funcionan como "nodrizas", que proporcionan condiciones microambientales de humedad y temperatura favorables para desarrollo (Steenbergh y Lowe 1969; Mc Auliffe 1984; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Rodríguez 1998). Por otro lado, la mortalidad de semillas y plántulas es alta debido a la depredación (Valiente-Banuet y Ezcurra. 1991, Mandujano 1995; Esparza 1998) Todas estas características le confieren una capacidad limitada de regeneración ante disturbios tanto naturales como antropogénicos (Steenbergh y Lowe

1969; Nobel 1986; Valiente- Banuet y Ezcurra. 1991a ; Valiente- Banuet *et al.* 1991b; Hernández y Bárcenas 1995; Esparza 1998; Pierson y Turner 1998).

En lo que respecta a los estudios ecológicos realizados en el género *Mammillaria* con un enfoque poblacional o demográfico, se encuentran algunos reportes. Por ejemplo Tzec- Simá *et al.* (1997) trabajaron con *Mammillaria gaumeri* con el propósito de optimizar su crecimiento mediante cultivos *in vitro*, para así generar alternativas de micropropagación *ex situ*, para el restablecimiento de sus poblaciones. Por su parte, Leirana *et al.* (1998) estudiaron la abundancia de esta especie en función de la cobertura de otras plantas de la comunidad en la que habita, así como el efecto de la sombra en el crecimiento de los adultos y la sobrevivencia de las plántulas. Estos autores sugieren que la dinámica poblacional de esta especie está ligeramente afectada por el nodricismo.

Un estudio de Rodríguez (1998), explica la distribución espacial de *Mammillaria pectinifera* y *M. carneae* en el valle de Zapotitlán Salinas; se observó que los individuos de *M. carneae* presentan nodricismo bajo arbustos y otras especies perennes, mientras que los individuos de *M. pectinifera* ocupan indistintamente diversos espacios del ambiente. *Mammillaria pectinifera* ha sido objeto de un gran número de estudios; es una especie catalogada como amenazada y es endémica de la región de Tehuacán- Cuicatlán. Dentro de los análisis poblacionales que se han hecho se ha determinado la estructura estable de tamaños de la población, su patrón de distribución, sus tamaños poblacionales, el éxito del establecimiento de las plántulas en distintas condiciones ambientales y el grado de perturbación a la cual están sometidas en su hábitat natural (Peters *et al.* 1997; Peters y Ezcurra 1998). Esta especie también fue estudiada por Zavala-Hurtado *et al.* 1997, quienes realizaron un análisis del número total de semillas producidas por planta, así como ensayos de germinación, reclutamiento y crecimiento ( lo cual permitió estimar la edad de los individuos). Mediante un modelo matricial de proyección poblacional se estimaron parámetros como la tasa de crecimiento poblacional cuyo valor fue de  $\lambda = 0.91$ , indicando que la población está decreciendo de manera exponencial, los análisis de elasticidad mostraron que los individuos maduros son los que requieren de mayor atención, ya que son los que influyen de manera más importante sobre lambda. Con base en este estudio los autores proponen que se le asigne la categoría de especie en peligro.

Otra especie catalogada como amenazada es *Mammillaria mathildae*, endémica de Querétaro. Se han realizado estudios de monitoreo de esta especie para analizar el estado actual de la población mediante la descripción de su estructura poblacional. La población estudiada está fuertemente afectada por la destrucción de su hábitat, dada principalmente por la explotación de la cantera y por la introducción de ganado caprino (García *et al.* 1998).

Otra especie del género que se ha estudiado ha sido *Mammillaria magnimmama*. Los estudios sobre esta especie se han abordado desde tres puntos de vista: el primero fue a nivel de la ecofisiología de la germinación y el crecimiento temprano, donde se obtuvo que las semillas tienen una viabilidad alta, presentan fotoblastimo positivo y una gran capacidad de germinar bajo condiciones muy diversas; además las tasas de crecimiento de plántulas son muy bajas, viéndose afectadas tanto por la intensidad de luz que reciben como por la disponibilidad de nutrimentos (Ruedas 1999). El segundo aspecto analiza los patrones de distribución espacial y abundancia en el pedregal de San Angel. En este sitio la densidad es de 600 ind/ ha y el patrón de distribución es agregado; los individuos se presentan en ambientes relativamente sombreados y en suelos poco profundos (Trejo 1999). El tercer aspecto considera el estudio de la dinámica de la poblacional mediante modelos matriciales y a través de la construcción de una tabla de vida estática; la edad máxima de los individuos es de alrededor de los 23 años y la edad promedio a la primera reproducción es de 4 años. La germinación y la sobrevivencia de las plántulas son los estados mas críticos en el ciclo de vida y en donde se presentan las mayores tasas de mortalidad y de crecimiento poblacional fluctúan entre  $\lambda = 0.94$  y  $\lambda = 1.3$  (Quijas 1999; López- Villavicencio 1999).

*Mammillaria colina* y *M. casoi* fueron estudiadas por Valiente-Banuet *et al.* (1991). El objetivo de este trabajo fue determinar el patrón de distribución y de establecimiento de ambas especies, tomando en cuenta las condiciones de temperatura del suelo y la acumulación de materia orgánica en el microhábitat generado por las plantas nodrizas seleccionadas. Los autores encontraron que el efecto de nodricismo para estas especies globosas es altamente significativo; la primera especie se asocia de manera preferencial con *Castela tortuosa* mientras que la segunda prefiere a *Caesalpinia melanadenia*. Se llego a la conclusión de que estas especies se encuentran asociadas a sus nodrizas a lo

largo de todo su ciclo de vida, sugiriendo que este tipo de asociación es un factor crucial en la protección de las plántulas, aumentando su sobrevivencia.

## 1.5 Objetivos

### General:

- Analizar la dinámica poblacional de *Mammillaria crucigera* en una de sus localidades de distribución (San José Tilapa, Pue.), con el objeto de contribuir a la determinación de su *estatus* de conservación y proponer lineamientos para su conservación a largo plazo.

### Particulares:

- Describir las principales características demográficas de *Mammillaria crucigera* (tasa de crecimiento poblacional, estructura estable de tamaños y valor reproductivo) con el uso de matrices de proyección poblacional para evaluar el estado actual de la población.
- Estimar la tasa de crecimiento individual, con el objeto de estimar la edad de los individuos de *Mammillaria crucigera* a partir de variables de tamaño y contribuir al conocimiento de su historia de vida.
- Conocer aspectos básicos de la fenología reproductiva de *Mammillaria crucigera*.

## Capítulo 2. Descripción de la especie y sitio de estudio

### 2.1 Descripción de la especie.

#### 2.1.1 Características Morfológicas

*Mammillaria crucigera* Martius presenta un tallo de simple a cespitoso, que se ramifica por dicotomía (Fig. 2.1). Esta forma de ramificación puede dar lugar a formas cristatas o hasta cilíndricas. Los tallos alcanzan una altura máxima aproximada de 20cm y un grosor máximo de 7cm. Durante la época de crecimiento presenta, en su interior, un jugo semilechoso característico de color blanco-amarillento (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991).

Los tubérculos que forman el tallo son de color verde grisáceo, se disponen en 13 y 21 series espiraladas, tienen forma angulada y ventralmente son aquillados. Entre las axilas presenta de manera típica fieltro o lana de color blanco y este carácter se asocia al estado reproductivo de la planta, aunque no es una generalidad. Las areolas son circulares, presentando de 18 a 25 espinas radiales; presenta de dos a cuatro espinas centrales que se disponen en forma de cruz.

Las flores se disponen a manera de corona y se sitúan aproximadamente a 2.5 cm por debajo del ápice, son infundibuliformes y llegan a medir de 7 a 13 mm (Bravo-Hollis 1978; Arias *et al.* 1997). El pericarpelo es de color verde y los tépalos externos son pardo-purpúreos de forma lanceolada y presentan un ápice agudo, mientras que los tépalos internos del perianto son de color rojo-purpúreo, y presentan el margen entero hacia la base y aserrado en el ápice. El fruto es claviforme, de color anaranjado rojizo y mide alrededor de 8 a 10 mm de longitud; el fruto conserva los restos secos del perianto y las semillas son de color castaño-claro, piriformes y de testa foveolada (Arias *et al.* 1997).

*Mammillaria crucigera* es una especie que presenta problemas en su clasificación taxonómica debido a que se le relaciona de manera cercana con otras especies del género, como *M. huitzilopochtli* y *M. tlalocii*, ya que comparten algunas características, como el número de espinas radiales. Además, estas especies comparten el tipo de características edáficas de las zonas en las que crecen (i.e, paredes cálcicas) y



pertenece a la serie Supertexta (Lau 1994; Arias *et al.* 1997; Maddams 1992, 1994, 1995). Sin embargo, el tipo de ramificación de *Mammillaria crucigera* difiere de las especies con las que se le relaciona, ya que se da por dicotomía, dando lugar a individuos coloniales, mientras que las otras especies por lo general son solitarias.

### 2.1.2 Fenología

Se ha reportado, aunque no con certeza, que la floración comprende los meses de mayo y junio (Bravo-Hollis, 1991). Las observaciones de Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) y Arias *et al.* (1997) sugieren que el período de floración va de Enero a Marzo. Se carecen de registros del período de fructificación. En el presente trabajo se ofrece un mayor detalle sobre este tema en la sección de resultados.

### 2.1.3 Distribución

*Mammillaria crucigera* es una especie endémica de la región de Tehuacán-Cuicatlán, que ha sido reportada únicamente en su localidad tipo (Arroyo Verde, Oax.) y en una segunda localidad ubicada entre Teotitlán de Flores Magon, Oax. y San Juan de los Cues, Pue. (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991; Maddams, 1992; Arias *et al.* 1997). Se distribuye a una altitud aproximada de 1200 msnm, en zonas con sustratos de roca caliza y en cantiles asociados a vegetación de selva baja caducifolia (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991; Arias 1997). Algunas especies características de las zonas que habita son *Bursera* sp, *Hechtia* sp, *Escontria quiotilla*, *Neobuxbaumia* sp, *Pilosocereus chrysacanthus*, *Cephalocereus columna-trajani* y *Pachycereus weberi* (Lau, 1994). Debido a que su distribución está restringida a estas localidades y sus poblaciones pueden presentar bajas densidades, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y Recursos Naturales (IUCN) la ha catalogado como una especie vulnerable y la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies de Flora y Fauna Amenazadas (CITES) como una especie rara (Hernández y Godínez. 1994). Según la Norma Oficial Mexicana *M. crucigera* se considera una especie rara. Las especies se clasifican como raras cuando sus poblaciones son biológicamente viables, pero presentan densidades poblacionales muy bajas y están limitadas a un área de distribución restringida o viven en habitats muy específicos. (Hernández y Godínez 1994; Norma Oficial Mexicana 1994).



Fig. 2.1. *Mammillaria crucigera* Martius

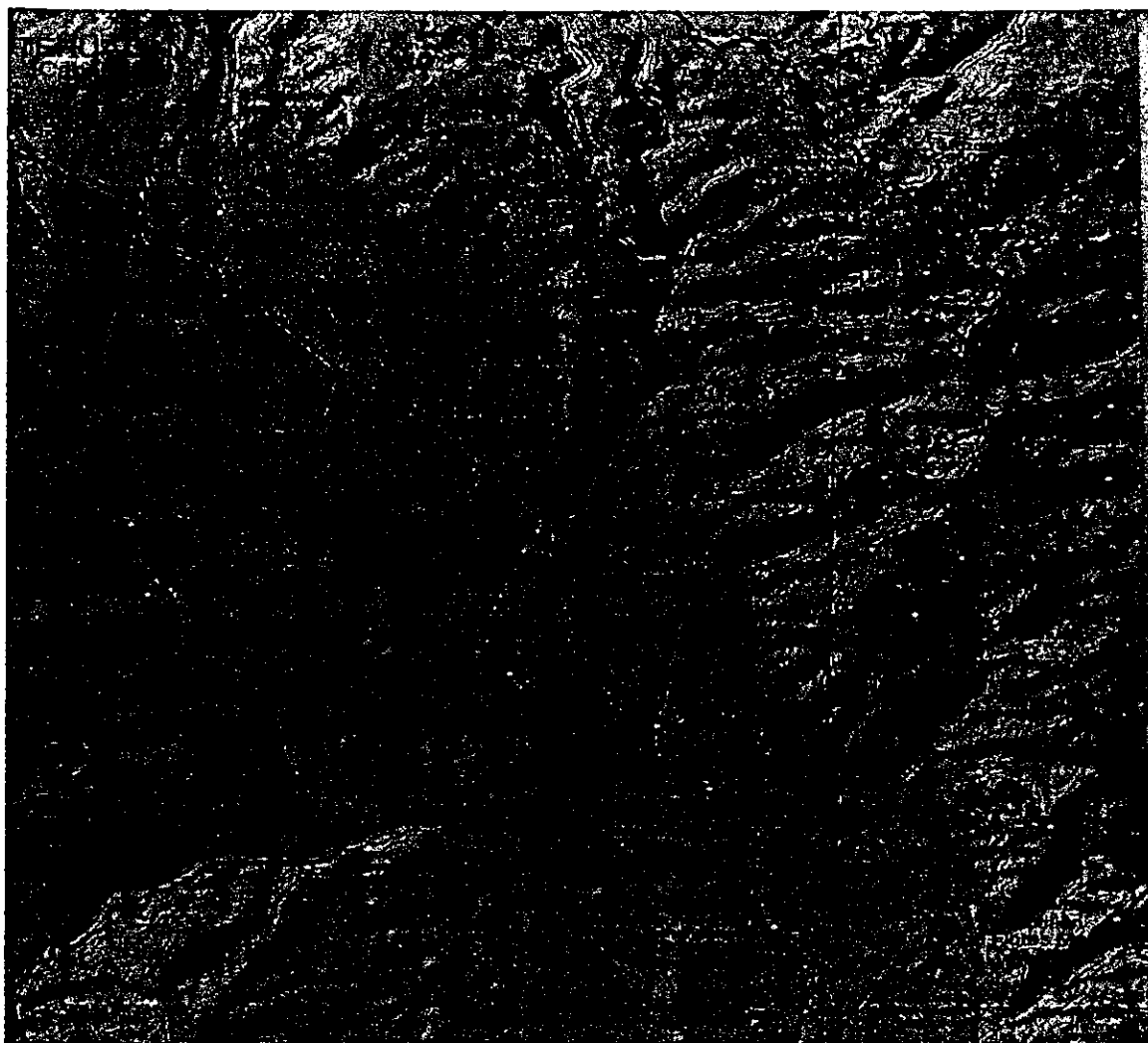
## 2.2 Zona de estudio

La zona de estudio en la que se llevó a cabo este trabajo se localiza en el Estado de Puebla, el cual se encuentra en la región centro-sur de la República Mexicana. La parte central del Estado ocupa el extremo de la cordillera neovolcánica, que comprende al Valle de Puebla, separado de la Cuenca de México al Oeste por los volcánes Popocatepetl e Iztacihuatl. La cuenca endorreica que se forma en esta región del Estado de Puebla está irrigada por el río Balsas. Al norte Puebla limita con el extremo sur de la Sierra Madre Oriental, al suroeste con la depresión del Balsas y al este con el extremo norte de la Sierra Madre de Oaxaca (Salceda1996)

Una porción de los estados de Puebla y Oaxaca es actualmente parte de la reserva de la biosfera de Tehuacán-Cuicatlán, que abarca una extensión de 490,186 ha (SEDUEP *et al. s/f*; Instituto de Ecología *et al s/f*). Esta región se caracteriza por una amplia diversidad de paisajes florísticos, entre ellos bosques de encino, bosques de pino-encino, selva baja caducifolia, bosque espinoso, pastizal y matorral xerófilo; además ha sido considerada como una de las zonas de mayor diversidad de cactáceas columnares y globosas, y con altos índices de endemismo (SEDUEP *s/f*; Instituto de Ecología *et al s/f*). La reserva de Tehuacán- Cuicatlán se decretó en el año de 1997 con el propósito de intensificar las labores de investigación científica para el mantenimiento de tan diverso ambiente natural, orientada al manejo, aprovechamiento y la protección de especies (SEDUEP *s/f*; Instituto de Ecología *et al s/f*).

### 2.2.1 Descripción general del sitio de estudio

El sitio en el que se llevó a cabo este estudio se encuentra en el municipio de San José Tilapa, en una localidad conocida como Cerro La Escalera o como Cerro Blanco por los lugareños (Fig. 2.2.) Este municipio se ubica al suroeste del estado de Puebla entre los 18° 33' 12" y los 18° 38' 66" de latitud Norte y a los 98° 20' 06" y 98° 36' 42" de longitud Oeste; presenta una superficie de 102 km<sup>2</sup> y una altitud promedio de 1220 msnm (INEGI y Gobierno de Puebla 1997).



ESCALA 1 : 250 000



- Sitio de estudio

Fig. 2.2 Mapa del sitio de estudio, localidad conocida como Cerro Blanco, entre los municipio de San José Tilapa, (Puebla) y Teotitlán de Flores Magon, (Oaxaca), ubicado en el extremo inferior derecho.

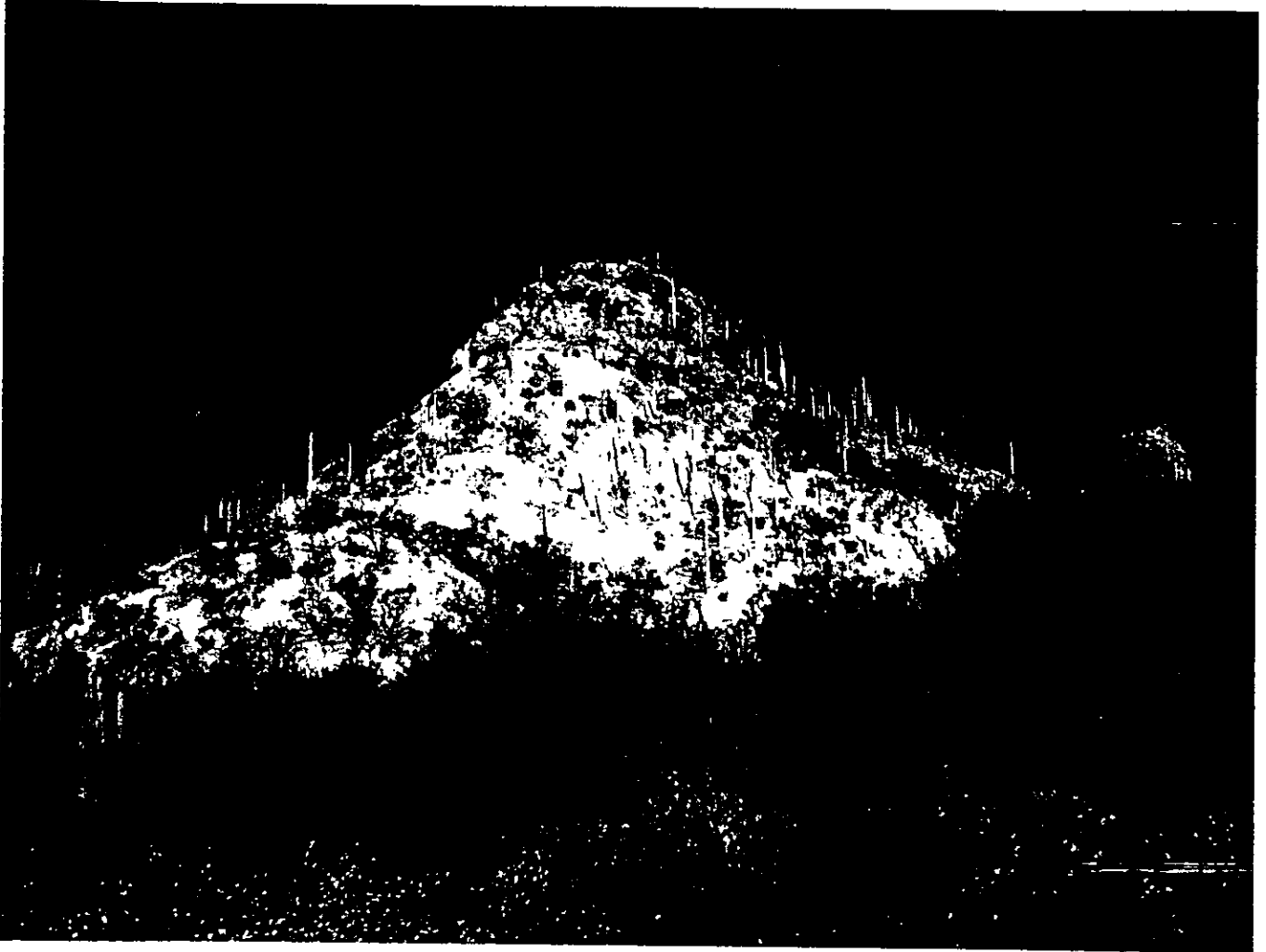


Fig.2.3. Sitio de estudio. Cerro Blanco. Se puede observar que se encuentra rodeado por vegetación de selva baja caducifolia, los cactos columnares corresponden a *Cephalocereus columna trajanii*. Observese la escasa cobertura vegetal del cerro.

Este municipio de San José Tilapa es parte de la subcuenca del río Nexapa, el cual es afluente del río Atoyac. A su vez, el río Tehuacán encuentra su curso al oeste del cerro Colorado y se convierte en el río Salado, uniéndose por algunos afluentes a la Sierra Madre de Oaxaca al noroeste, donde se derivan otros afluentes de diversas extensiones que drenan a la mixteca alta al suroeste (Anónimo1988; INEGI 1997). El municipio en general presenta un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano correspondiente a un Awó(w), según la clasificación de Köppen. La temperatura media de los meses más calurosos asciende a 22° C, y la temperatura media del mes más frío es de alrededor de 18° C. La precipitación en el mes más seco es de alrededor de 60 mm. En el municipio se presenta una temporada con menos precipitación dentro de la época de lluvias la cual se conoce como canícula (Anónimo 1988).

En el municipio de San José Tilapa se presentan dos tipos dominantes de suelo: litosol y vertisol. El primero se distingue por tener un espesor de menos de 10 cm de profundidad sobre roca o tepetate; estos suelos sólo se pueden emplear para el pastoreo debido a su mal drenaje y se localizan en el extremo este y oeste del municipio. Los segundos son suelos de textura arcillosa, en los cuales en épocas de secas se forman grietas de desecación, pero con un buen manejo se emplean para la agricultura de diversas especies, considerándose que su fertilidad es alta; los cultivos por lo general son de riego y se localizan en el extremo oriental del municipio (Anónimo1988).

En el área cercana al poblado de San José Tilapa predominan elementos de selva baja caducifolia asociados a vegetación arbustiva y arbórea, así como vegetación xerofítica, que se establece en promontorios montañosos de dimensiones moderadas y composición edáfica característica (caliza y silicatos), que se encuentran enclavados en los sistemas de selva baja caducifolia de la región. El presente estudio se llevó a cabo en uno de estos promontorios montañosos (Cerro Blanco) ubicado sobre la carretera vieja Tehuacán- Oaxaca, a unos 3 Km del poblado de Tilapa (Fig. 2.3). Algunas de las especies que predominan en estos enclaves xerofíticos son: *Cephalocereus columna-trajanii*, *Pachycereus weberi*, *P. marginatus*, *Ferocactus recurvus*, *Copryphanta* sp, *Mammillaria elongata*, *Agave macroacantha*, *Hechtia* sp, y otros como *Bursera* sp, *Fouquieria* sp, *Cercidium praecox* y *Acacia* sp (Anónimo1988).

Las actividades económicas y productivas del municipio están basadas en la

agricultura de riego y temporal de diversas especies; algunas de ellas son maíz, frijol, jitomate, tomate, caña de azúcar, aguacate y mango. También se practica la ganadería de traspatio, en la que destaca el ganado caprino, porcino y equino, así como también las aves de corral. En la industria, que se encuentra poco desarrollada, destacan las refinерías de caña de azúcar, los molinos de nixtamal y la presencia de yacimientos de yeso a partir de los cuales se realizan labores de extracción y explotación de este mineral (Anónimo 1988).

### Capítulo 3. Metodología.

El trabajo de campo que comprendió este estudio se llevó a cabo de Junio de 1997 a Junio de 1998 y constó de las siguientes fases:

#### 3.1 Elección del sitio.

Como se detalló en la sección anterior, este trabajo se llevó a cabo en la localidad Cerro Blanco, municipio de San José Tilapa. En este sitio *Mammillaria crucigera* se encuentra principalmente en las partes altas del cerro, creciendo en las paredes verticales que han resultado de la erosión del sustrato. Al parecer, originalmente esta especie se encontraba distribuida por todo el cerro (Reyes, com. pers), pero en la actualidad los individuos se encuentran restringidos a las zonas de mayor pendiente a las cuales el ganado caprino no tiene acceso. Se eligieron tres niveles del cerro aproximadamente de unos 60 m de largo por 3m de altura cada uno, para llevar a cabo el muestreo consecutivo de los individuos de *M. crucigera*. Este sitio se seleccionó por ser uno de los más accesibles y por ser el que contaba con mayor número de plantas.

#### 3.2 Ubicación y montaje de los cuadros permanentes de muestreo. Medición de los individuos.

En las paredes verticales seleccionadas para el estudio se montaron en total 37 cuadros de 1x1 m cada uno, en los cuales se mapeó cada individuo de *M. crucigera* según sus coordenadas cartesianas ( $x$ ,  $y$ ). Los cuadros se marcaron en la piedra empleando pintura amarilla de aceite con la cual se señalaron ambos extremos del eje de

las abscisas, así como un número de identificación. Estos cuadros fueron montados de manera totalmente dirigida en sitios que presentaran una mayor cantidad de individuos de la especie en estudio, para llegar a obtener un tamaño de muestra que nos permitiera describir sus parámetros demográficos. Por ende, el tamaño de muestra total fue de 232 individuos en 37 cuadros.

El marcaje de los cuadros y el mapeo de los individuos dentro de cada cuadro se realizó en el verano de 1997 (junio- julio). Simultáneamente se determinó de cada individuo: número total de cabezas, diámetro y altura de cada una, estas dos últimas mediante un vernier.

Estos parámetros morfométricos nuevamente se midieron un año después, a finales del verano de 1998 (junio-julio), con lo cual fue posible calcular la tasa de crecimiento de cada individuo y las probabilidades de transición, sobrevivencia y mortalidad de los individuos en distintas categorías de tamaño.

### 3.3 Seguimiento de la Fenología Reproductiva.

Durante el año de estudio se siguió de manera mensual el estado fenológico de los individuos de *M. crucigera* (noviembre 1997 a junio 1999). Consideraron las siguientes estructuras reproductoras: botones florales, flores y frutos internos y externos. La diferencia entre estos dos últimos radica en que los primeros se encuentran entre las axilas de cada tubérculo y los segundos se producen hacia fuera, de manera que son visibles.

Los datos de fenología fueron tomados a partir de todos los individuos que estaban dentro de los cuadros permanentes y para 15 individuos externos a estos que fueron seleccionados en el mes de abril de 1998 con el objeto de utilizarlos como controles en lo que se refiere al conteo de frutos. Estos 15 individuos fueron cubiertos con una malla de mosquitero de color verde y se etiquetaron con láminas de metal una vez que terminó su período de floración y antes de iniciar la fructificación. Como los frutos maduros son frecuentemente retirados por animales (aparentemente lagartijas), estas 15 plantas protegidas nos permitieron cuantificar si la producción aparente de frutos de los individuos monitoreados en los cuadros de muestreo estaba siendo subestimada a causa de la



actividad de los dispersores.

Durante las visitas mensuales también se colectaron frutos (dos o tres frutos por cada individuo reproductivo). Se colectó un total de 156 frutos (75 frutos internos y 81 frutos externos), durante el año de estudio. Con esto fue posible estimar el número promedio de semillas por fruto y utilizar las semillas para experimentos de germinación, como se detalla a continuación.

### 3.4 Experimentos de germinación en condiciones controladas.

Se realizaron tres ensayos de germinación diferentes con el propósito de evaluar el porcentaje de semillas viables producidas por los individuos de *M. crucigera*. El primer ensayo de germinación se realizó en el mes de noviembre de 1997 y consistió en poner a germinar a las semillas de un mes de edad en un sustrato de agar al 2% en cajas petri. El tratamiento que se siguió para romper la latencia de las semillas, según recomendación de Jerónimo Reyes, fue hidratarlas aproximadamente durante una hora; posteriormente se sumergieron en una solución de hipoclorito de sodio al 5% durante 15 minutos para desinfectarlas y finalmente se lavaron con agua corriente (Ruedas 1999). Las semillas se sembraron en un campo estéril. Las cajas petri (cinco replicas, cada una con 25 semillas) se mantuvieron dos meses en el invernadero de la Facultad de Ciencias con un exposición lumínica del 60%.

El segundo ensayo de germinación se realizó en el mes de febrero de 1998 con semillas de entre uno y dos meses de edad. En este ensayo la siembra se realizó en dos tipos de sustrato: tierra negra con tepojal y tierra de la localidad de estudio, teniendo una sola replica de 100 semillas para cada tipo de sustrato. Las semillas se sometieron al siguiente tratamiento: durante un período de 24 horas se dejaron hidratar con el propósito de eliminar los azúcares adheridos a la testa, después se escurrieron, se les aplicó un poco de fungicida (captan) y por último se sembraron (según recomendación de J. Reyes). Durante los primeros quince días después de la siembra, estas semillas estuvieron expuestas a condiciones de 100% de luz y a temperatura ambiente, pero posteriormente se introdujeron a una casa de sombra, donde la luz que recibieron se redujo al 60%. La temperatura durante el día llegó a un máximo de 35°C y en la noche a

un mínimo de 18°C y el riego se llevó cada dos días.

El tercer ensayo de germinación se llevó a cabo en el mes de agosto de 1998, con el propósito de observar si con el paso del tiempo las semillas pierden su viabilidad. Se pusieron a germinar semillas de distintas edades, correspondientes a distintos meses de colecta: octubre de 1997 (10 meses de edad), mayo y junio de 1998 (2y 3 meses de edad, respectivamente). Estas se pusieron a germinar en las cámaras de ambientes controlados (CONVIRON) de la Facultad de Ciencias, bajo régimen de temperatura fluctuante (25- 30 °C), con un fotoperíodo de 12:12 y riego diario durante los primeros 15 días; posteriormente el riego se redujo a cada tercer día. Estas semillas se siguieron diariamente durante cuatro semanas. Las semillas se sembraron en bandejas de plástico con tierra de su localidad, debido a que con el ensayo anterior se observó un porcentaje de germinación más alto con este sustrato. Previo a la siembra, la tierra fue esterilizada durante una hora a 120 °C. Para cada una de las edades se empleó una bandeja distinta, colocando las siguientes cantidades de semillas, según su disponibilidad: 300 semillas colectadas en el mes de octubre 1997; 140 semillas provenientes de frutos internos y 243 semillas provenientes de frutos externos colectadas en el mes de Junio de 1998 y 115 semillas de Mayo de 1998. Las semillas de los meses de octubre y de mayo fueron de frutos internos y externos indistintamente. El criterio que se siguió para determinar el momento de la germinación fue mediante la protucción de la radícula.

### 3.5 Ensayos de germinación y establecimiento de plántulas en el campo.

Para los ensayos de germinación en el campo se tomaron semillas de uno a dos meses de edad y se colocaron en cajas abiertas de malla de mosquitero de 10 X 10 cm previamente semi-enterradas en la tierra, en el sitio de estudio, durante la época de lluvias. En cada caja de malla se colocaron 70 semillas, esparciéndolas sobre la superficie de la tierra. Se sembró un total de 10 cajas: cinco bajo matorrales y cinco totalmente expuestas a la radiación solar. Las cajas se marcaron individualmente con etiquetas metálicas. Se observaron diariamente en busca de semillas germinadas durante dos días. Posteriormente se visitaron cada mes.

Con respecto al establecimiento de las plántulas, se realizó el siguiente experimento: se obtuvieron 200 plántulas a partir de la germinación de las semillas en

condiciones de invernadero. Una vez que contaron con cinco meses de edad y habiéndose mantenido a su vez en el invernadero, fueron transportadas al campo para ser introducidas. En el campo se marcaron sobre el suelo ocho áreas de 20 x 20 cm en cada una de las cuales se sembraron 25 plántulas, que se marcaron enterrando palillos de plástico de colores junto a cada una de ellas. Cuatro replicas fueron sembradas al descubierto y otras cuatro bajo la protección de matorrales o de *Opuntia sp.*, con el propósito de contrastar la sobrevivencia bajo ambas condiciones. Las plántulas se visitaron diariamente por dos días y posteriormente cada mes para monitorear su sobrevivencia. Cabe aclarar que antes de llevar a las plántulas al campo, éstas se sometieron a un período de aclimatación que duró un mes, en el que se expusieron al 100% de radiación solar y se regaron con poca frecuencia (cada 4 días).

### 3.6 Cálculo de la edad a partir del tamaño.

La estimación de la edad de *M. crucigera*, se determinó a partir de la tasa de crecimiento de los individuos, método igualmente empleado en *Agave macroacantha* (Arizaga 1998) y *M. magnimama* (Quijas 1999). Esto se determinó a través del cambio experimentado en el área de cada uno de los individuos durante el verano de 1997 y 1998. La variable que se utilizó para monitorear el crecimiento de los individuos fue su área total, que se calculó como la sumatoria del área de la circunferencia de sus tallos, utilizando las medidas de su diámetro. ( $A = \pi r^2$ ).

Para calcular la tasa de crecimiento de los individuos se graficó su área en 1997 (en el eje de las abscisas) contra su área en 1998 (en el eje de las ordenadas) ajustando una función lineal con la ordenada al origen en cero. La pendiente de la función lineal ajustada a estos datos ( $A_{(n,t+1)} = m A_{(n,t)}$ ) se interpretó como la tasa de crecimiento. Como los individuos de diferentes tamaños pueden mostrar distintas tasas de crecimiento, se realizó una regresión lineal independiente para cada una de las categorías de tamaño definidas en la tabla 4.1 (pag.34). Las categorías de tamaño reportadas en la tabla 4.1 se eligieron de manera arbitraria, presentando un número elevado de individuos en cada categoría; además, estas categorías fueron diferentes de las que se utilizaron para construir el modelo matricial de proyección poblacional. Al llevar a cabo las regresiones lineales reportadas en dicha tabla, se eliminaron aquellos individuos que perdieron tallos durante el periodo de estudio (1997-1998), así como aquellos valores de crecimiento muy

extremos que se adjudicaron a posibles errores de medición.

Puesto que la existencia de una relación lineal entre dos eventos contiguos en el tiempo (área total en el 97 y en el 93) representa un comportamiento de tipo exponencial, se supuso que una función exponencial describiría de manera adecuada el crecimiento de los individuos de *M. crucigera*:

$$A_t = A_0 m^t \quad (12)$$

en donde  $A_0$  y  $A_t$  son el área acumulada de la planta al tiempo cero y al tiempo  $t$  respectivamente y  $m$  es la tasa de crecimiento individual, dada por la pendiente de la función lineal obtenida de la regresión (con ordenada al origen ajustada a cero) entre  $A_t$  y  $A_{t+1}$ .

Es importante señalar que el cálculo del tamaño inicial ( $A_0$ ) se obtuvo a partir de los datos de laboratorio, y correspondió al tamaño promedio de plántulas de tres meses de edad provenientes del tercer ensayo de germinación.

### 3.7 Construcción y análisis del Modelo Matricial.

#### 3.7.1 Categorización.

Las categorías que se eligen para estudiar la dinámica de una población pueden estar definidas biológicamente, como es el caso de los estadios de desarrollo de los insectos o las semillas en plantas (Larson 1992; Martínez 1997; Moloney 1986). En otras ocasiones es necesario emplear categorías de tamaño con intervalos que son elegidos bajo los criterios del investigador. El trabajar con categorías de tamaño conlleva a dos fuentes de error que traen como consecuencia la sobre o subestimación de la probabilidad de transitar de una categoría de tamaño a otra: al tener muchas categorías con un número pequeño de individuos se generan errores relacionados con el tamaño de la muestra, mientras que al tener muy pocas categorías con muchos individuos se pierde resolución en el análisis demográfico (Moloney 1986; van Groenendal *et al.* 1988; Larson 1992; Martínez 1996).

Existen diversos métodos de análisis que permiten optimizar el número y tamaño

de las categorías a emplear, como son los algoritmos de Vandermeer (1978) y Moloney (1986) (van Groenedal 1988). En este trabajo no se emplearon estos métodos, pues se consideró que se contaba con un número de datos adecuado para realizar los análisis demográficos de la especie en estudio de manera confiable. Las categorías empleadas en este trabajo se muestran en la tabla 3.1 Las primeras categorías corresponden a tamaños en los que no se observaron organismos reproductivos. Las siguientes categorías presentan organismos potencialmente reproductivos. No se consideró la categoría de semillas, pues se partió de la base de que, al igual que muchas otras cactáceas y dadas sus características germinativas, *M. crucigera* no forma banco de semillas.

Tabla 3.1 Categorías de tamaño empleadas para el análisis demográfico de *M. crucigera*. La biomasa acumulada se refiere a la sumatoria del área de todas las cabezas o tallos que integran a un individuo.

Categoría	Número de individuos por categoría de tamaño	Área acumulada ( cm <sup>2</sup> )	Estadio de desarrollo	Características reproductivas
0		0-0.1	Plántulas	No reproductivo
1	23	>0.1-1.075	Juveniles	"
2	33	>1.076-3.075	Adultos (1)	Reproductivos
3	48	>3.076-10.075	Adultos (2)	"
4	33	>10.076-17.075	Adultos (3)	"
5	22	>17.076-24.075	Adultos (4)	"
6	18	>24.076-31.075	Adultos (5)	"
7	40	>31.076	Adultos (6)	"

### 3.7.2 Fecundidad

La fecundidad fue calculada a partir del número de semillas producidas por un individuo promedio de cada categoría y de su probabilidad de germinación. Primero se cuantificó el número total de frutos que se produjeron a lo largo de un año en cada una de las categorías reproductivas; después se calculó el número de semillas producidas por cada categoría. Previo a esto fue necesario calcular el número promedio de semillas producidas por fruto de una muestra de 112 frutos (60 frutos internos y 52 frutos externos) y posteriormente el número de semillas producidas por individuo por categoría. Este

último se multiplicó por la probabilidad de germinación de las semillas en condiciones controladas:

$F_x$ : ((No total de frutos de la categoría x)/ (No de individuos en la categoría x))\* ( No promedio de semillas por fruto)\* ( Probabilidad de germinación)

El uso de la probabilidad de germinación dio lugar a dos estimaciones distintas de la fecundidad, como se verá mas adelante.

### 3.7.3 Probabilidades de transición

El cálculo de las probabilidades de transición de un individuo de una categoría de tamaño a otra, se realizó mediante la construcción de una tabla de frecuencias, registrando el estado de cada individuo en el tiempo inicial (1997) y su destino en el tiempo final (1998). Las probabilidades de transición, al igual que las de mortalidad, se pueden obtener de manera directa a partir de la construcción de esta tabla de frecuencias, calculando la proporción de individuos de cada categoría que tiene cada posible destino con respecto al total de individuos de esa categoría. Aunque la mortalidad no es un destino que se incluya de manera explícita en la matriz de transiciones, es importante considerarla, ya que de alguna manera afecta a la estructura de la matriz, así como el paso de los individuos a través de ella (Larson 1992; Esparza 1998).

### 3.7.4 Análisis matricial.

Una vez construida la matriz se obtuvo, por iteración, el eigen-vector dominante ( $\lambda$ ) que representa a la tasa de crecimiento poblacional, el eigen-vector derecho ( $w$ ) que representa la estructura estable de tamaños y el eigen-vector izquierdo ( $v$ ), que se refiere al valor reproductivo de cada una de las categorías. El eigen-vector izquierdo ( $v$ ), fue calculado a través de la iteración de la matriz transpuesta ( $A'$ ), ya que el eigen-vector derecho de la matriz  $A'$  es equivalente al eigen-vector izquierdo de la matriz  $A$ .

De la matriz de proyección poblacional construida se calcularon las matrices de sensibilidad y elasticidad. Cada una de las entradas de la matriz de sensibilidad se calculó como:

$$S_{ij} = v_i w_j / \langle v, w \rangle \quad (13)$$

donde  $s_{ij}$  es la sensibilidad de  $\lambda$  a cambios en una entrada  $a_{ij}$  de la matriz  $A$ ,  $v$  y  $w$  representan al eigen-vector izquierdo y eigen-vector derecho de la matriz respectivamente (de Kroon 1986), y  $\langle v, w \rangle$  representan el producto escalar entre ambos vectores.

Las elasticidades son una medida de la sensibilidad relativa de  $\lambda$  a cambios en los valores de las  $a_{ij}$  y cuantifican cuál es la contribución que tiene cada una de las entradas de la matriz  $a_{ij}$  a la tasa de crecimiento ( $\lambda$ ); se calculan según la siguiente expresión:

$$e_{ij} = (a_{ij} / \lambda) S_{ij} \quad (14)$$

donde  $a_{ij}$  representa a cada una de las entradas de la matriz  $A$ ,  $\lambda$  al eigen-vector dominante de la matriz y  $S_{ij}$  a las sensibilidades (de Kroon *et al.* 1986; Mesterton-Gibbons 1993).

### 3.7.5 Simulaciones numéricas y sus implicaciones para la conservación

Dado que la tasa de crecimiento poblacional es una función de todas las entradas de la matriz y cada una de ellas contribuye de manera diferencial al valor final de  $\lambda$ , es posible suponer que mediante pequeñas variaciones en cada una de las  $a_{ij}$  cambiaría diferencialmente  $\lambda$ . Tales cambios nos pueden representar variantes hipotéticas en el ciclo de vida de la especie bajo diferentes regímenes de perturbación, de manejo, de protección o de extracción. Aunque es posible evaluar estos aspectos con base en los análisis de sensibilidad y elasticidad, en este trabajo se realizaron modificaciones directas de algunas entradas de matriz  $b$ , en particular de las entradas de fecundidad, establecimiento de plántulas y de mortalidad de todas las categorías. Esto nos permitió evaluar el tipo de condiciones demográficas que permitirían obtener una tasa de crecimiento poblacional positiva.

### 3.7.5.1 Fecundidad y establecimiento de plántulas.

Las modificaciones en las entradas de fecundidad se llevaron a cabo modificando los valores originales multiplicándolos por valores desde 1/15 hasta 15, mientras que el resto de los valores de la matriz conservaron sus datos originales. En lo que respecta al establecimiento de plántulas (es decir, la transición de 0 → 1), se modificó el valor original multiplicándolo por valores desde 1/10 hasta 10. Por otro lado, se hicieron modificaciones simultáneas con ambas entradas de la matriz y en la misma magnitud con el objeto de identificar los valores que deberían tener estas fases del ciclo de vida para permitir un crecimiento poblacional positivo.

### 3.7.5.2 Mortalidad.

Las modificaciones en los valores de mortalidad se lograron cambiando los valores originales de permanencia, retrogresión y crecimiento en la misma proporción, de tal manera que la mortalidad se viera reducida o aumentada hasta 20 veces su valor original. Al modificar las entradas de permanencia, crecimiento y muerte, se verificó que la suma de los tres parámetros para cada categoría fuese siempre igual a la unidad.

## 3.8 Análisis estadísticos.

### 3.8.1 Comparación de las estructuras poblacionales.

Las diferencias entre las estructuras poblacionales observadas y las esperadas en el equilibrio se evaluarán usando una prueba de G (Valverde 1995; Zar 1984). Esta prueba es una alternativa más robusta que la Ji-square para evaluar la bondad de ajuste y se estima como:

$$G = 2 \left[ \sum_{i=1, i=n} F_i \ln F_i - \sum_{i=1, i=n} F_i \ln f_i \right] \quad (15)$$

donde  $F_i$  es la frecuencia observada y  $f_i$  es la frecuencia esperada.



### 3.8.2 Comparación del número de semillas producidas por fruto y del número de frutos producidos por planta.

La diferencia entre el número promedio de semillas provenientes de frutos internos y externo, así como el número de frutos producidos por planta se evaluó mediante una prueba de t- student, la cual analiza la diferencia que existe entre las varianzas de cada muestra poblacional.

$$t = \frac{X_I - X_{II}}{\sqrt{(S^2_p / n_I + S^2_p / n_{II})}} \quad (16)$$

donde  $X_I$ ,  $X_{II}$ , representan la media poblacional de cada muestra,  $n_I$ ,  $n_{II}$  corresponden al tamaño poblacional muestral respectivamente y  $\sqrt{S^2_p / n_I + S^2_p / n_{II}}$  el producto de la varianza que existe entre las medias poblacionales de cada muestra (Zar 1984).

### 3.8.3 Cálculo del intervalo de confianza de lambda.

Las entradas individuales de la matriz presentan errores de muestreo; por consiguiente, como  $\lambda$  es calculada en función de estas entradas, su cálculo implica un error asociado. Dado que la relación que existe entre  $\lambda$  y las entradas  $a_{ij}$ , no es lineal,  $\lambda$  no puede ser descrita en términos de las  $a_{ij}$ , ni la expresión de la varianza de  $\lambda$  como una función de las entradas de la matriz. Por esta razón, se han desarrollado dos métodos de análisis que nos permiten estimar su error. El método analítico emplea las sensibilidades de cada entrada y la varianza de las entradas individuales de la matriz para estimar de manera aproximada la varianza de  $\lambda$ , y a partir de ella sus intervalos de confianza, que son calculados asumiendo que la  $\lambda$  tiene una distribución normal. El segundo método comprende a las técnicas de remuestreo, empleadas para estimar intervalos de confianza no paramétricos mediante cálculos repetitivos de  $\lambda$  a partir de submuestras del conjunto original de datos (Caswell 1989, Valverde y Silvertown 1998).

En este trabajo el se empleo el método analítico para la estimación de los intervalos de confianza de  $\lambda$ . Para esto se calculo la varianza de lambda como:

$$V(\lambda) = \sum_{i,j} (\delta\lambda / \delta a_{ij})^2 V(a_{ij}) \quad (20)$$

donde  $\delta\lambda / \delta a_{ij}$  es la sensibilidad de  $\lambda$  a cambios en las  $a_{ij}$ , y  $V(a_{ij})$  es la varianza de las  $a_{ij}$ , que se calcula como  $V(a_{ij}) = a_{ij} (1 - a_{ij})$  (Alvarez- Buylla y Slatkin 1994).

La varianza de las entradas de fecundidad fue calculada usando la información de la variación entre los individuos de cada categoría que se obtuvo de manera directa a partir de las observaciones y los datos de campo (Valverde y Silvertown 1998).

## Capítulo 4. Resultados.

### 4.1 Demografía descriptiva.

#### 4.1.1 Estimación de la densidad.

La densidad de individuos de *Mammillaria crucigera* al momento de iniciar el estudio fue de  $5.65 \pm 3.49$  ind / m<sup>2</sup> en los cuadros permanentes de muestreo. Para hacer un cálculo más realista de la densidad de la especie (debido a que los cuadros permanentes de muestreo se montaron de manera dirigida), se realizó una salida de inspección en otras poblaciones de zonas aledañas, donde se muestreó un total de 20 cuadros de 1m<sup>2</sup> de manera aleatoria, tomando el registro del número de individuos por cuadro así como su tamaño, obteniendo una densidad de  $1.77 \pm 1.88$  ind/ m<sup>2</sup>.

#### 4.1.2 Tasa de crecimiento individual.

Los individuos de *M. crucigera* por lo general presentaron un crecimiento en diámetro lo que provocó un incremento en su área (A) (Fig. 4.1). Con respecto a las regresiones lineales calculadas para  $A_{97}$  vs  $A_{98}$ , se encontró que tanto las tasas de crecimiento como los valores de  $R^2$  de las categorías 3 a 5 fueron relativamente mayores, que en las categorías de menor tamaño (Tabla 4.1). En la mayoría de las categorías la tasa de crecimiento presenta un error asociado muy grande (Tabla 4.1); sin embargo este disminuyó en las categorías 3 y 4 principalmente y son las que presentan las mayores tasas de crecimiento, lo que sugiere que el comportamiento de las tasas de crecimiento es unimodal.

El crecimiento de los individuos de *M. crucigera* se modeló a través de la construcción de una curva de tipo exponencial (Fig. 4.2). Esta curva fue generada a partir de las seis diferentes tasas de crecimiento reportadas en la Tabla 4.1. Para determinar estas tasas de crecimiento se utilizaron todas las plantas de los cuadros permanentes de muestreo, exceptuando aquellas plantas en las que la diferencia en área de un año al otro fue extremadamente grande, lo cual se adjudicó a posibles errores de medición. El tamaño hipotético del cual parte la curva de crecimiento es de 0.05 cm<sup>2</sup> (ver sección 3.6), y la tasa de crecimiento promedio fue de  $1.257 \pm 0.04$  cm<sup>2</sup>/ año.

Tabla 4.1 Tasa discreta de crecimiento por categoría de tamaño según el área acumulada para los individuos de *M. crucigera*. Los datos corresponden a las regresiones entre  $A_t$  y  $A_{t+1}$ , presentadas en la Fig 4.1.

Categoría	Número de individuos por categoría (N)	Categoría de tamaño (cm <sup>2</sup> )	Tasa discreta de crecimiento ( $A_t$ vs $A_{t+1}$ )	Error estándar de la pendiente	R <sup>2</sup>	p
1	45	0.16-3.97	1.2023	0.6665	0.8809	<0.00000
2	47	3.98-12.55	1.1095	0.7496	0.8264	<0.00000
3	20	12.56-16.96	1.2986	0.0821	0.9293	<0.00000
4	50	16.97-34.93	1.2692	0.0414	0.9504	<0.00000
5	22	34.94-58.35	1.2379	0.5625	0.9584	<0.00000
6	26	58.36-202.67	1.2338	0.1087	0.8375	<0.00000

#### 4.1.3 Estructura de edades.

A partir de la curva de crecimiento presentada en la Fig.4.2, fue posible estimar la edad aproximada de todos los individuos muestreados (N=217). La estructura de edades de la población, obtenida de esta forma se presenta en la Fig. 4.3. La población en estudio muestra edades que oscilan de los 9 a 47 años, presentándose dos picos de mayor frecuencia de individuos el primero correspondiente de los 17 a 26 años (30.36%) y el segundo de los 36 a 42 años (55.24%). Los individuos de edades más tempranas se encuentran menos representados, mientras que de 1 a 8 años están ausentes. Los individuos de 1 a 17 años de edad representan el 3.21% de la población (Fig. 4.3). La edad máxima estimada en *M. crucigera* fue de 48 años.

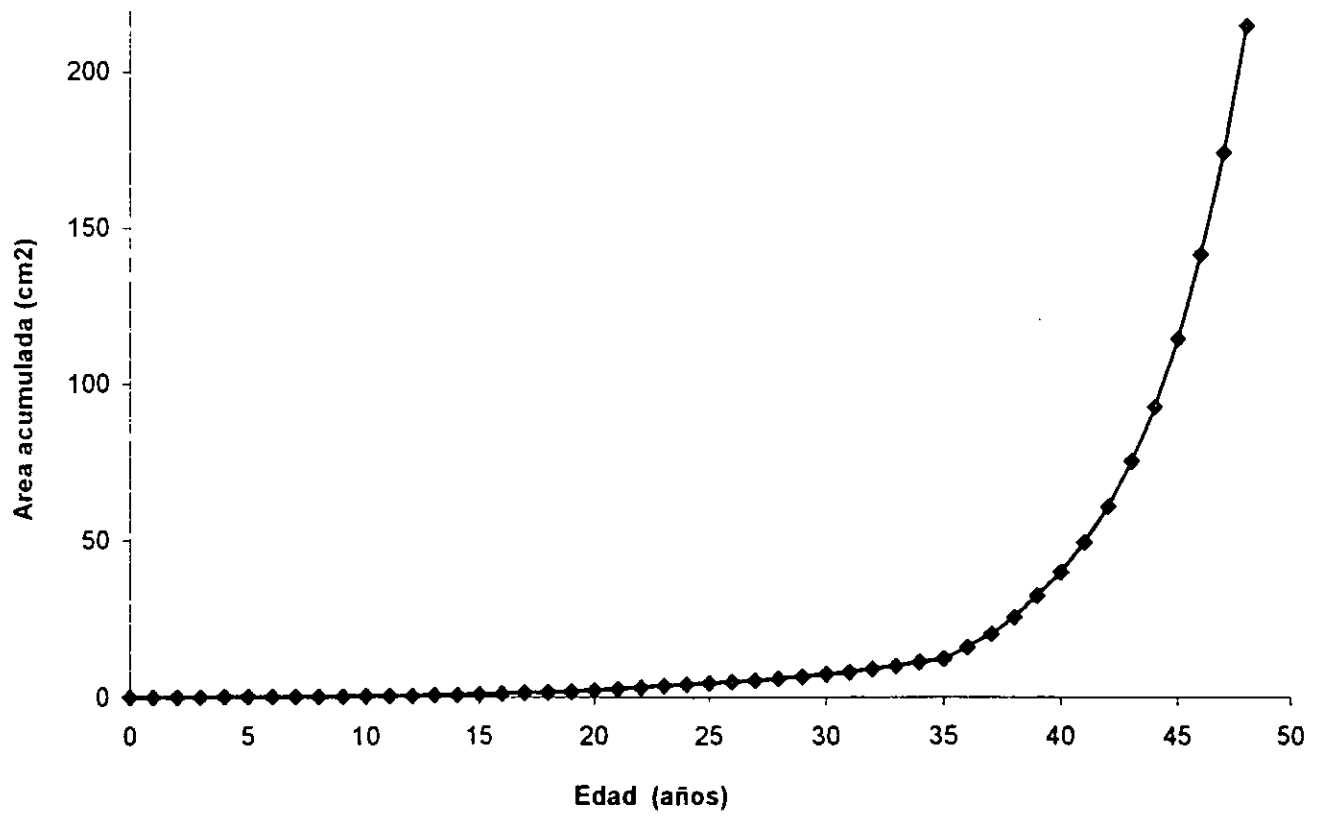
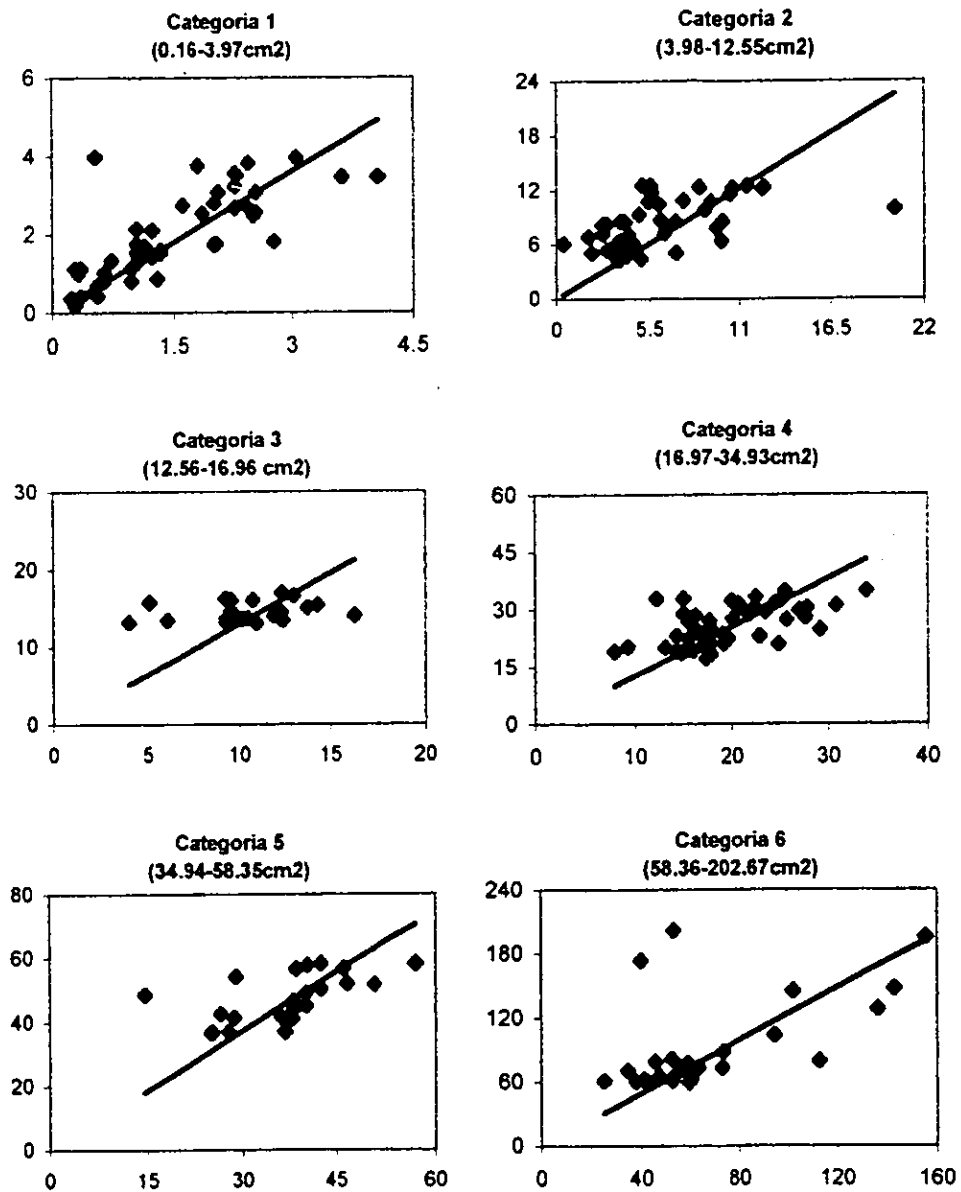


Fig.4.2. Curva de crecimiento de los individuos de *M. crucigera* dada por las diferentes tasas de crecimiento.

**Area 1998 (t + 1)**



**Area 1997 (t)**

Fig. 4.1 Relación entre el área de 1997(t) y 1998(t+1) para las diferentes categorías de tamaño seleccionadas

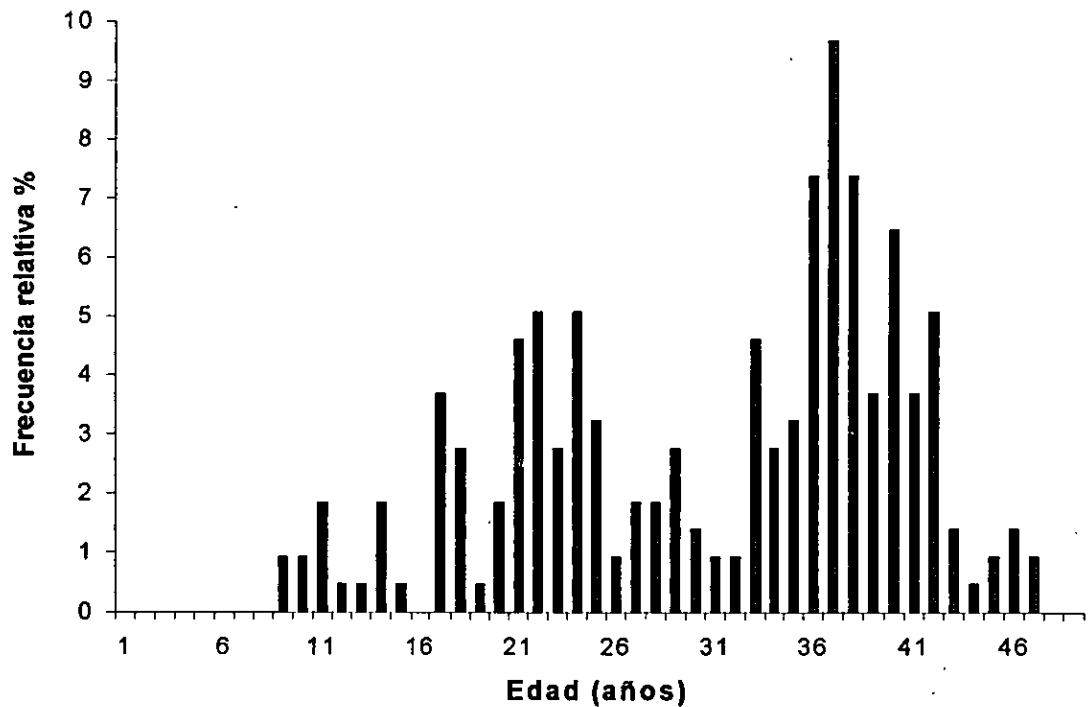


Fig. 4.3 Estructura de edades estimada para la población estudiada de *M. crucigera*.

## 4.2 Biología reproductiva

### 4.2.1 Fenología

Las estructuras reproductoras que se cuantificaron durante 20 meses fueron botones florales, flores maduras y frutos (Fig. 4.4). La producción de botones florales, tanto para 1997-98 como para 1998-99, se inició en noviembre, presentando su pico máximo en enero y finalizando en mayo. De manera simultánea, las flores maduras se comenzaron a presentar en el mes de noviembre en ambos años, alcanzando su máxima producción en el mes de febrero y terminando en mayo. En el caso de los frutos, se presentan de manera continua a lo largo de todo el año; sin embargo, en 1997-98 el pico máximo se alcanzó en el mes de abril, mientras que para 1998-99 fue en mayo. Es importante resaltar que la producción de estructuras reproductoras fue mayor en el primer año en comparación con el periodo 1998-99.

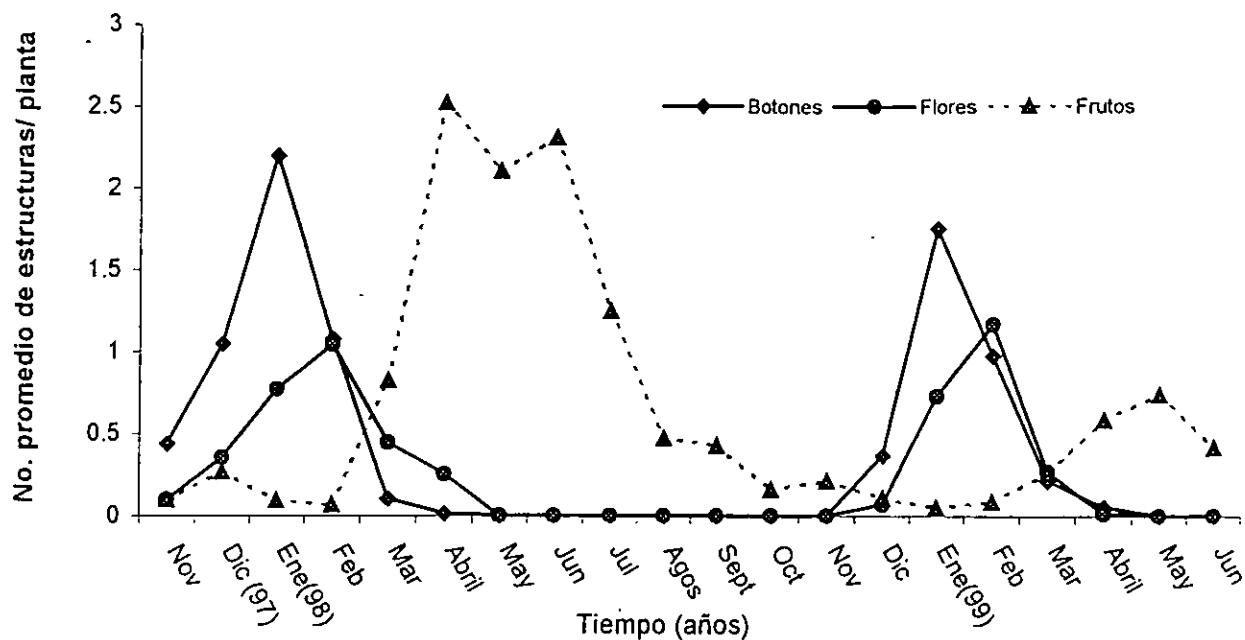


Fig.4.4 Comportamiento de la producción de botones, flores y frutos de *M. crucigera* de noviembre de 1997 a junio de 1999.

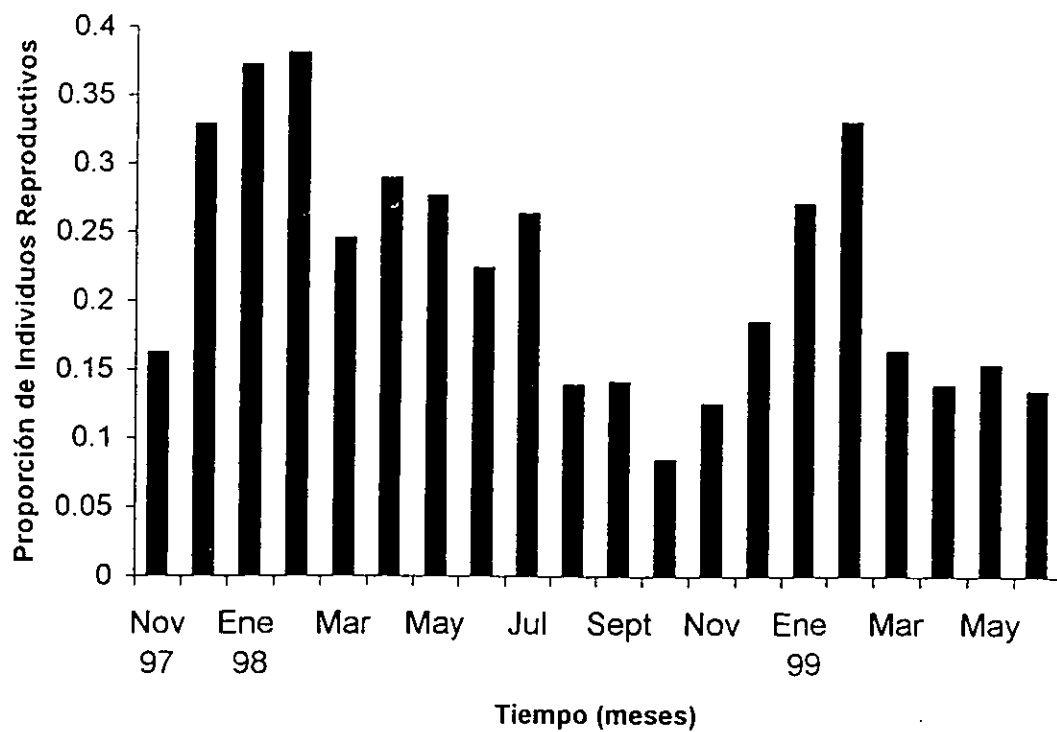


Fig.4.5 Variación de la proporción de individuos reproductivos de *M. crucigera* de 1997 a 1999



Con los datos de fenología reproductiva registrados por planta, fue posible determinar la proporción de individuos reproductivos de manera mensual (Fig. 4.5) y el número promedio anual de estructuras producidas por planta reproductiva de nuestros registros mensuales (Fig. 4.6). Se encontró que cerca del 50% de la población se reprodujo en el periodo de un año y el número de individuos reproductivos fluctuó en el tiempo; la mayor proporción de individuos reproductivos se presentó en enero- febrero en ambos periodos. Se observó, que no hubo diferencias importantes entre años, con respecto a la producción de botones, flores y frutos por planta (Fig. 4.6).

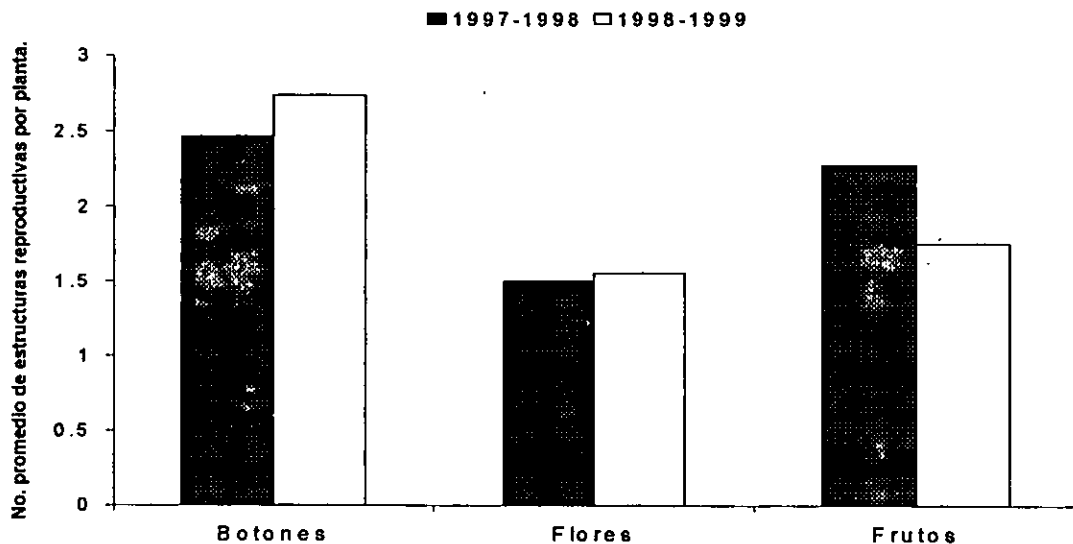


Fig.4.6 Estimación del número promedio anual de estructuras reproductoras producidas mensualmente por cada planta reproductiva de *M. crucigera* en la población estudiada (1997-1999).

#### 4.2.2 Fecundidad

Durante el año de estudio se colectó un total de 120 frutos internos y externos, a partir de los cuales se determinó que la cantidad de semillas que producen los frutos internos no difiere significativamente de la producida por los frutos externos ( $t=0.8314$   $gl=110$   $p>0.05$ ); Así, se calculó un promedio único del número de semillas por fruto, que correspondió a  $20 \pm 12.63$ .

En la Tabla 4.2, se desglosa el cálculo de la fecundidad de los individuos de cada categoría de tamaño según su producción de semillas y plántulas, estas últimas estimadas a partir de la probabilidad de germinación (pág.34). Para la construcción del

modelo matricial de proyección poblacional, se tomaron los valores obtenidos de la tabla de fecundidad, tomando en cuenta dos valores distintos de probabilidad de germinación. Los valores de fecundidad van aumentando conforme se incrementa el tamaño de las plantas.

Según los cálculos de la edad a partir del tamaño y del registro de la fenología, se estima que la edad en la cual los individuos de *M. crucigera* empiezan a reproducirse está dentro del intervalo de 10 a 13 años. La proporción de individuos de la Categoría 1, que se reproducen es menor al 30% (Fig.4.7). La probabilidad de reproducirse aumenta conforme incrementa la categoría de tamaño, en la categoría 5 cerca del 80% de los individuos que la integran se reproducen en algún momento del año. La probabilidad de reproducirse disminuye nuevamente en las últimas dos categorías de tamaño. Este valor se calculó como el número de individuos reproductivos por categoría de tamaño entre el número de individuos de su categoría.

Tabla 4.2 Resumen del cálculo de la fecundidad de los individuos de *M. crucigera* de diferentes categorías de tamaño para el período 1997-1998. El número de semillas por fruto fue de 20.

Categoría de tamaño	No de Ind (n)	Frutos totales por categoría	Frutos promedio por planta	Semillas promedio por planta calculado	Plántulas promedio por planta calculado (a) 0.41	Plántulas promedio por planta calculado (b) 0.01
0	0	0	0	0	0	0
1	23	30	1.304	26.087	10.696	0.261
2	33	213	6.455	129.091	52.927	1.291
3	48	298	6.208	124.167	50.908	1.241
4	33	290	8.788	175.758	72.061	1.757
5	22	165	7.500	150.000	61.500	1.500
6	18	237	13.167	263.333	107.967	2.630
7	40	638	15.950	319.000	130.790	3.190

Nota: Para la obtención de la fecundidad se emplearon dos valores diferentes de probabilidad de germinación, según resultados que se presentan más adelante. La definición de las categorías aquí presentadas se encuentran en la Tabla 3.1.

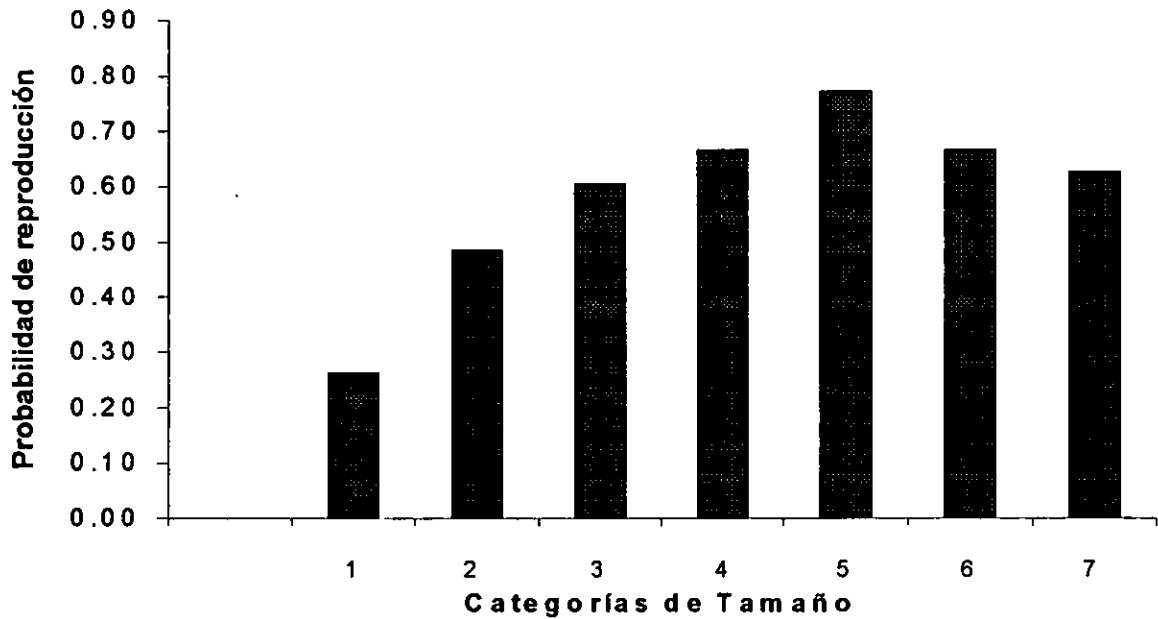


Fig. 4.7 Probabilidad de reproducción de los individuos de *M. crucigera* según su categoría de tamaño.

### 4.3 Estadios tempranos

#### 4.3.1 Ensayos de germinación y establecimiento de plántulas.

Para conocer la dinámica de las etapas tempranas de desarrollo, se realizaron experimentos de germinación y de sobrevivencia de plántulas (ver sección 3.5). Los resultados de los experimentos de germinación en condiciones controladas se resumen en la Tabla 4.3. No se pudieron realizar pruebas estadísticas entre los diferentes ensayos, debido a que no se contaba con replicas. Sin embargo, de manera general podemos observar que el promedio de germinación en condiciones controladas, en semillas de dos meses de edad es de 78.66%. Sin embargo, no hay una tendencia clara de la capacidad germinativa y está oscilo entre 41% a 76.44% De manera global el promedio de germinación es de alrededor del 60%, con una variación entre 8.5 y 82.3 %.

El seguimiento de la germinación del tercer ensayo se presenta en la Figura 4.8. Se observó que las semillas comenzaron a germinar a partir del día 10 después de la siembra. Las semillas de junio y octubre (2 y 10 meses de edad respectivamente) alcanzaron un porcentaje superior al 65%, mientras que en las semillas de mayo (3 meses

de edad) no alcanzaron ni el 50 % (Tabla 4.3). En todos los lotes se observó que las semillas germinan de manera continua entre el día 10 y el día 23; después de esta fecha se observan pocos cambios en el número de semillas germinadas.

Durante las observaciones mensuales en el campo no se observó ninguna semilla germinada en los experimentos montados en el sitio de estudio. Estos resultados de los ensayos de germinación en el campo deben ser tomados con cautela, debido a que el seguimiento de la germinación se realizó de manera mensual, por lo que pudimos haber perdido observaciones de eventos de germinación principalmente durante el primer mes de la siembra.

Con respecto al experimento de sobrevivencia de plántulas, no se observaron plántulas sobrevivientes en ninguno de los tratamientos (sitios expuestos y sitios cerrados) al cabo de 24 horas de la siembra. Resulta difícil determinar cuáles fueron las causas de mortalidad, aunque se considera que pudieron estar relacionadas con varias circunstancias: muchas de las plántulas se observaron totalmente secas, pero otras se encontraban ausentes en los cuadros de transplante. Según observaciones realizadas en el invernadero las plántulas de *M. crucigera* a los cinco meses de edad aún no presentan areolas ni espinas, lo cual las hace vulnerables a las condiciones de su medio, como son la presencia de depredadores, los altos niveles de radiación solar, las temperaturas extremas y la escasez de agua.

Debido a que no se observó germinación de semillas bajo condiciones naturales, fue necesario emplear los resultados de los experimentos de germinación obtenidos en condiciones controladas para calcular las fecundidades que se incorporaron a la matriz de proyección poblacional (ver sección 4.2.2). Así, de manera arbitraria se decidió emplear uno de los valores intermedios de germinación (41%). Por otro lado, también se calcularon valores de fecundidad suponiendo que sólo el 1% de la semillas germina en condiciones naturales; este valor parece ser más realista según los resultados obtenidos en el campo.

Tabla 4.3 Porcentaje de germinación en semillas de *M. crucigera* bajo condiciones controladas (Invernaderos de la Fac. Ciencias y del Jardín Botánico, México D.F.)

Ensayo	Replicas	Mes de siembra	Tipo de sustrato	Edad (meses)	%Germinación
1	5	Noviembre 1997	Agar 2%	1	8.5
2	1	Febrero 1998	Tierra negra con tepojal	entre 1 y 2	77.19
	1		Tierra de la localidad		82.35
3		Agosto 1998	Tierra de la localidad		
	1		Octubre (1997)	10	67.61
	1		Mayo (1998)	3	41.00
	1		Junio (1998)	2	76.44

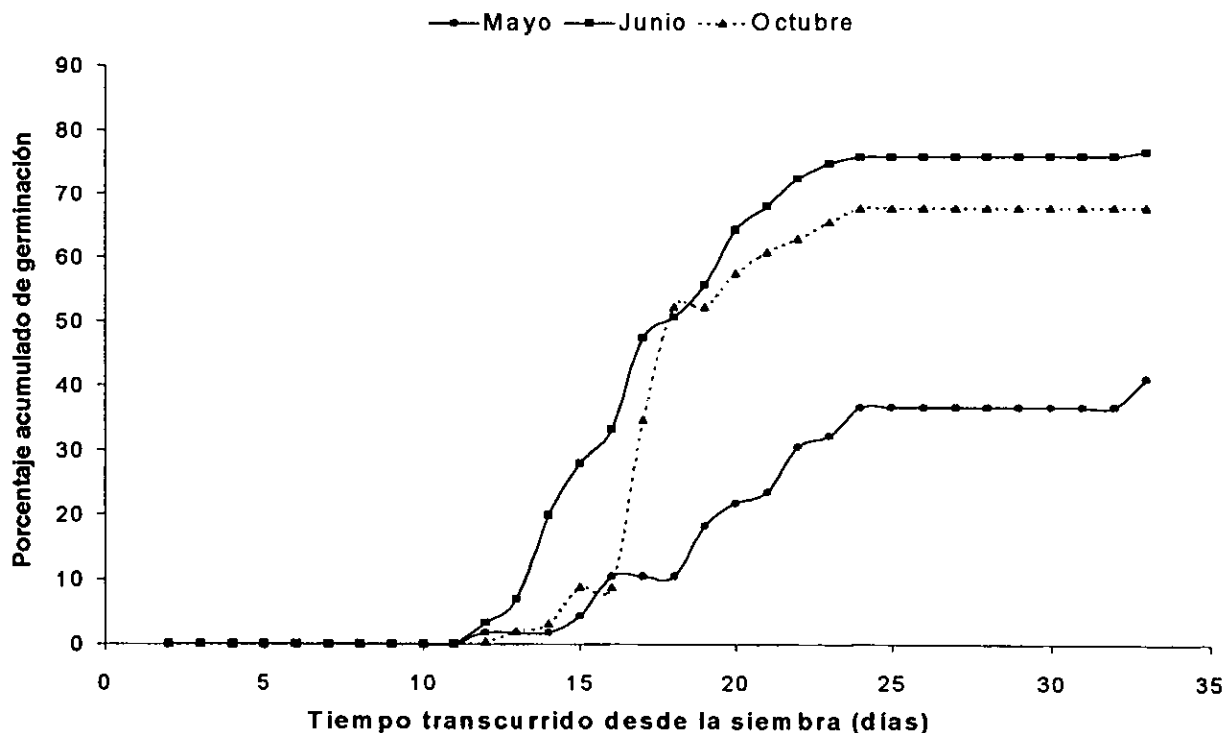


Fig. 4.8 Porcentaje acumulado de germinación de las semillas de distinta edad (mayo: 3 meses, Junio: 2 meses y Octubre: 10 meses) de *M. crucigera* bajo condiciones controladas. Los resultados corresponden al ensayo 3 reportado en la tabla 4.3.

#### 4.4 Análisis Demográfico por Categoría de Tamaño.

La estructura poblacional observada en 1997 mostró que más del 74% de la población está representada por individuos de las categorías 3 a la 7, es decir, individuos reproductivos; mientras que para 1998 estas mismas categorías constituyeron el 83% de la población (Fig.4.9). Las categorías de menor tamaño (1 a 2) se encuentran menos representadas, con un 25% y 17 %, en 1997 y 1998, respectivamente. La prueba de G usada para comparar las estructuras poblacionales mostró que la estructura poblacional observada de 1997 no difirió de manera significativa con respecto a la de 1998 ( $G=9.001$   $gl=5$   $p \geq 0.05$ ). Nótese que los resultados de la categoría 0 (0-0.1 cm<sup>2</sup>) no se incluyeron en la Fig.4.10, puesto que en condiciones naturales no fue posible observar plántulas.

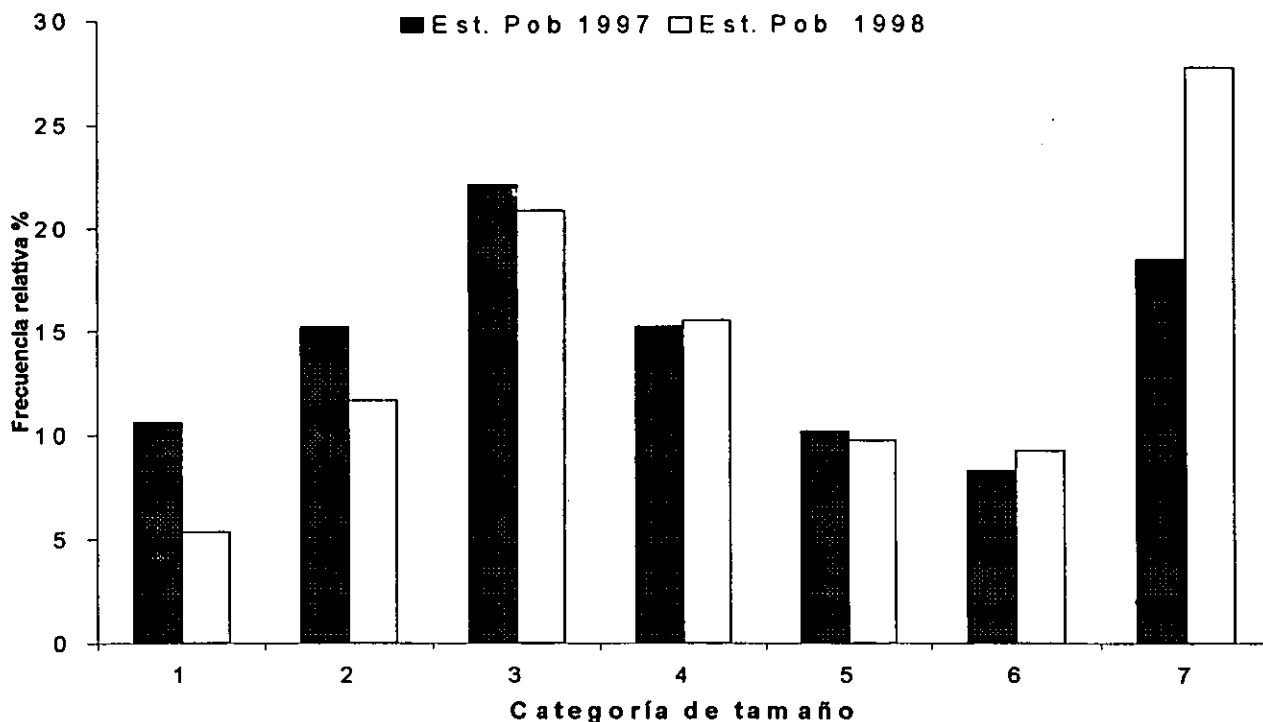


Fig.4.9 Comparación de las estructuras poblacionales observadas en 1997 y 1998 de los individuos de *M. crucigera*.

Mediante la construcción de una tabla de frecuencias a partir de los datos de los destinos de las plantas tomados en el campo (Tabla 4.4), se pudo construir posteriormente la matriz de transiciones. Se observa que de manera general el número de individuos que permaneció en la misma categoría fue mayor que el número de individuos

que transitó a otras categorías. Las transiciones de los individuos de una categoría de tamaño a otra en el transcurso de un año, fueron en su mayoría a las categorías inmediatamente superiores, excepto para la categoría 2, donde también se observaron transiciones a la categoría inmediata inferior (Tabla 4.4). En esta tabla de frecuencias, el único dato faltante es el número de plántulas (categoría 0) que transitan a la categoría 1 en el lapso de un año. Como no se observaron plántulas sobrevivientes en los ensayos de establecimiento, se supuso que la sobrevivencia de los individuos en esta categoría tendría que ser muy baja, de manera que arbitrariamente se le asignó una probabilidad de 0.001, suponiendo que sólo una plántula en mil sobrevive de un año al siguiente.

Tabla 4.4 Tabla de frecuencias en donde se muestra el número de individuos de *M. crucigera* que siguieron diferentes destinos demográficos del verano 1997 al de 1998. La mortalidad ( $Q_x$ ) y el número de individuos en el tiempo inicial ( $N_t$ ) se muestran en los renglones inferiores. El número de individuos en la categoría 0 se refiere a las plántulas utilizadas en los experimentos de campo.

Categoría en ( $n_{t+1}$ )	Categorías $n_{t_0}$							
	0	1	2	3	4	5	6	7
0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	10	1	0	0	0	0	0
2	0	9	15	0	0	0	0	0
3	0	2	14	27	0	0	0	0
4	0	0	0	16	16	0	0	0
5	0	0	0	2	8	10	0	0
6	0	0	0	0	5	8	6	0
7	0	0	0	0	3	3	12	39
$Q_x$	100	2	3	3	1	1	0	1
$N_t$	100	23	33	48	33	22	18	40

En la Fig. 4.10 se muestra que la probabilidad de mortalidad está asociada al tamaño de los individuos: las plantas de mayor tamaño tienen menores probabilidades de morir. Podemos observar que la mayor probabilidad de mortalidad se presentó en la primera categoría (0), es decir, en plántulas. La mortalidad en las categorías 4, 5 y 7 fue menor del 5%. En la categoría 6, no se presentó mortalidad durante el año de observación.

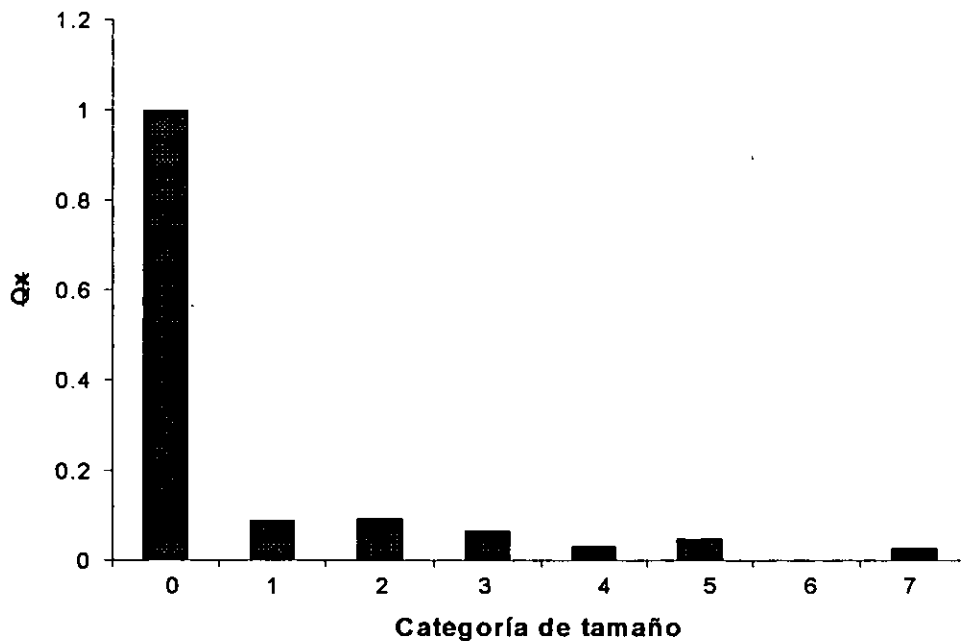


Fig.4.10 Probabilidad de mortalidad por categoría de tamaño de *M. crucigera* entre el verano de 1997 y 1998.

#### 4.4.1 Análisis Matricial.

En la Tabla 4.5 se presentan las dos matrices de transiciones obtenidas en este estudio, junto con sus tasas finitas de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) y los vectores correspondientes a la estructura estable de tamaños ( $w$ ) y el valor reproductivo ( $v$ ). La diferencia que hay entre ambas matrices son está en función de los valores de fecundidad (sección 4.2.2). De esta manera, se construyó una primera matriz con base en los resultados de germinación en condiciones controladas (probabilidad de germinación = 0.41) y una segunda matriz con un valor hipotético de probabilidad de germinación (0.01) con el objeto de reflejar de una manera más cercana lo que aparentemente sucede en condiciones naturales.

El valor de  $\lambda$  en la matriz (a) fue de  $1.041 \pm 0.057$  y para la matriz (b) fue de  $0.977 \pm 0.049$  (Tabla 4.5). Como puede observarse, los mayores valores de la matriz, con excepción de la fecundidad, corresponden a las entradas de permanencia. Los valores más bajos son los de las transiciones de crecimiento; sin embargo observamos que en varias categorías los individuos crecieron más de una categoría de tamaño. La categoría 2 fue la única que presentó retrogresiones. Los valores de fecundidad tiende aumentar hacia categorías de mayor tamaño.



Tabla 4.5 Matriz de transiciones para la población estudiada de *M. crucigera* para el periodo 1997-1998. Los números en cursivas representan los valores de fecundidad obtenidos suponiendo una probabilidad de germinación de a) 0.41 y b) 0.01. En negritas se resaltan los valores de permanencia contenidos en la diagonal principal, el vector de la estructura estable de tamaños (*w*), el valor reproductivo (*v*), la tasa de mortalidad por categoría de tamaño (*Qx*) y el número total de individuos por categoría (*n*). La tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) junto con su intervalo de confianza al 95% se ubica arriba de cada matriz.

a)

$$\lambda = 1.041 \pm 0.057$$

Categorías (t+1)	Categorías (t)								<i>w</i>	<i>v</i>
	0	1	2	3	4	5	6	7		
0	0	<i>10.690</i>	<i>52.920</i>	<i>50.908</i>	<i>72.060</i>	<i>61.500</i>	<i>107.960</i>	<i>130.790</i>	<b>0.988</b>	<b>0.000</b>
1	0.001	<b>0.435</b>	0.030	0	0	0	0	0	<b>0.002</b>	<b>0.091</b>
2	0	0.391	<b>0.455</b>	0	0	0	0	0	<b>0.001</b>	<b>0.109</b>
3	0	0.087	0.424	<b>0.563</b>	0	0	0	0	<b>0.001</b>	<b>0.133</b>
4	0	0	0	0.333	<b>0.485</b>	0	0	0	<b>0.001</b>	<b>0.157</b>
5	0	0	0	0.042	0.242	<b>0.455</b>	0	0	<b>0.000</b>	<b>0.159</b>
6	0	0	0	0	0.152	0.364	<b>0.333</b>	0	<b>0.000</b>	<b>0.177</b>
7	0	0	0	0	0.091	0.136	0.667	<b>0.975</b>	<b>0.006</b>	<b>0.174</b>
<i>Qx</i>	<b>0.999</b>	<b>0.087</b>	<b>0.090</b>	<b>0.063</b>	<b>0.030</b>	<b>0.045</b>	0	<b>0.025</b>		
<i>N</i>	<b>100</b>	<b>23</b>	<b>33</b>	<b>48</b>	<b>33</b>	<b>22</b>	<b>18</b>	<b>40</b>		

b)

$$\lambda = 0.977 \pm 0.049$$

Categorías (t+1)	Categorías (t)								<i>w</i>	<i>v</i>
	0	1	2	3	4	5	6	7		
0	0	<i>0.261</i>	<i>1.291</i>	<i>1.242</i>	<i>1.758</i>	<i>1.500</i>	<i>2.788</i>	<i>3.190</i>	<b>0.763</b>	<b>0.000</b>
1	0.001	<b>0.425</b>	0.030	0	0	0	0	0	<b>0.001</b>	<b>0.109</b>
2	0	0.391	<b>0.455</b>	0	0	0	0	0	<b>0.001</b>	<b>0.121</b>
3	0	0.087	0.424	<b>0.563</b>	0	0	0	0	<b>0.001</b>	<b>0.141</b>
4	0	0	0	0.333	<b>0.485</b>	0	0	0	<b>0.001</b>	<b>0.155</b>
5	0	0	0	0.042	0.242	<b>0.455</b>	0	0	<b>0.001</b>	<b>0.154</b>
6	0	0	0	0	0.152	0.364	<b>0.333</b>	0	<b>0.000</b>	<b>0.163</b>
7	0	0	0	0	0.091	0.136	0.667	<b>0.975</b>	<b>0.231</b>	<b>0.157</b>
<i>Qx</i>	<b>0.999</b>	<b>0.087</b>	<b>0.090</b>	<b>0.063</b>	<b>0.030</b>	<b>0.045</b>	0	<b>0.025</b>		
<i>N</i>	<b>100</b>	<b>23</b>	<b>33</b>	<b>48</b>	<b>33</b>	<b>22</b>	<b>18</b>	<b>40</b>		

Para comparar la estructura poblacional de tamaños observada en el verano de 1997 contra las estructuras estables de tamaño de ambas matrices se empleó una prueba de G, que mostró que las estructuras poblacionales esperadas en el equilibrio difieren de la estructura observada ( $G=132.08$ ,  $gl=7$ ,  $p \geq 0.05$ , y  $G=146.80$ ,  $gl=7$ ,  $p \geq 0.05$  para la matriz a y b respectivamente).

Se observa que las estructuras poblacionales esperadas en el equilibrio para ambas matrices (Fig. 4.11), presentan una frecuencia relativamente baja de individuos en las categorías 1a 6, mientras que en la categoría 7 se concentra más del 50% de la población. La concentración de individuos en la categoría 7, es mucho más marcada en la matriz b. Por otro lado, la estructura poblacional observada presenta una alta proporción de individuos en las categorías 2 a 4. Nótese que en la figura 4.11 las E.E.T se encuentran estandarizadas al haber suprimido la categoría 0, con el objeto de permitir la comparación con la estructura poblacional observada.

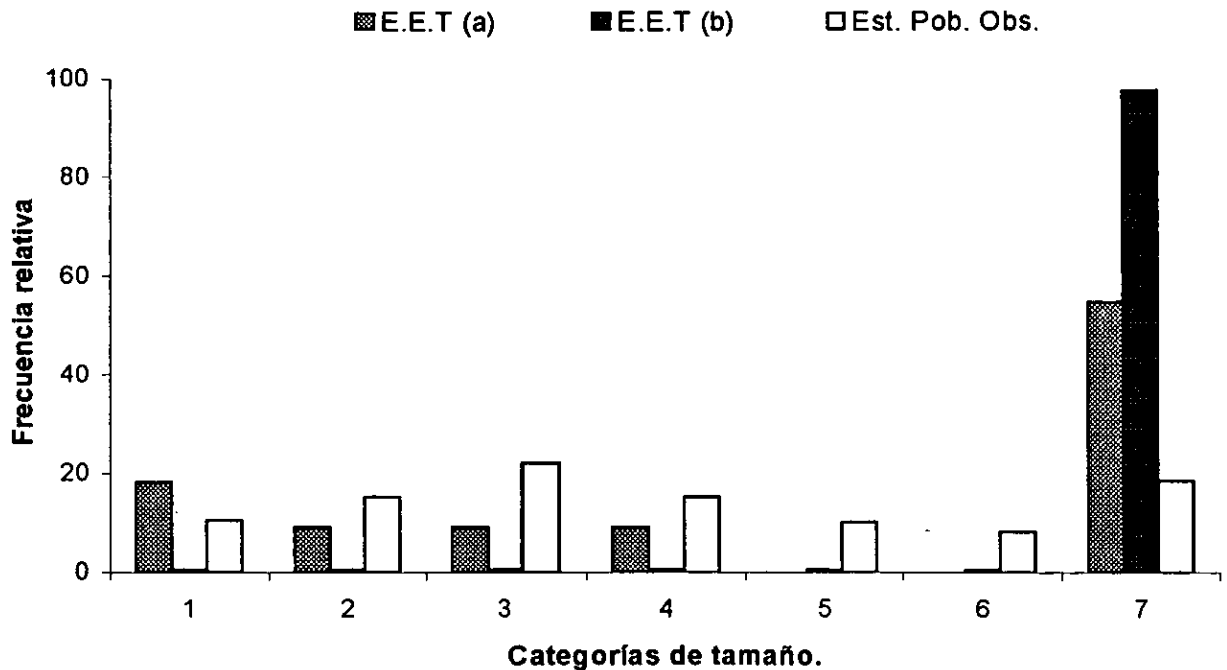


Fig. 4.11 Estructuras estables de tamaños obtenidas mediante los análisis matriciales (a -0.41 y b -0.01) y la estructura poblacional observada en 1997 en la población de *M. crucigera*.

En la Tabla 4.5 se observa que el valor reproductivo aumenta con el tamaño de las plantas. El valor reproductivo de las categorías 1, 2 y 3 fue mayor en la matriz *b* (0.01) que en la *a* (0.41). Además, en ambas matrices podemos observar que el valor reproductivo de la categoría 7 disminuye ligeramente en comparación con el de la categoría 6.

#### 4.4.2 Matrices de Sensibilidades y Elasticidades

En la tabla 4.6 se muestran las matrices de sensibilidad correspondientes a las matrices de proyección poblacional *a* y *b*. Los valores más altos de sensibilidad para el caso de la matriz *a* y tomando en cuenta únicamente a las entradas que representan transiciones reales, se encuentran en la transición de la categoría 0 a la 1. Los valores de sensibilidad más bajos se encuentran en las fecundidades. Las entradas de crecimiento en general presentaron valores de sensibilidad mayores en comparación con las entradas que representan permanencias.

Tabla 4.6. Matrices de sensibilidad para la población estudiada de *M. crucigera*. En negritas se resaltan los valores correspondientes a la permanencia de los individuos y en cursivas los valores de fecundidad.

a)

Categoría (t+1)	Categoría (t)							
	0	1	2	3	4	5	6	7
0	4.78E-02	8.17E-05	5.45E-05	6.32E-05	3.79E-05	2.02E-05	1.85E-05	2.81E-04
1	49.773	<b>0.085</b>	0.056	0.066	0.039	0.021	0.193	0.029
2	59.573	0.102	<b>0.068</b>	0.078	0.047	0.025	0.023	0.350
3	72.770	0.124	0.083	<b>0.096</b>	0.057	0.030	0.028	0.428
4	86.225	0.147	0.098	0.114	<b>0.068</b>	0.036	0.033	0.507
5	87.276	0.149	0.099	0.115	0.069	<b>0.036</b>	0.033	0.513
6	96.974	0.165	0.110	0.128	0.076	0.040	<b>0.037</b>	0.570
7	95.172	0.162	0.108	0.126	0.075	0.040	0.036	0.560

b)

Categoría (t+1)	Categoría (t)							
	0	1	2	3	4	5	6	7
0	0.0023	<b>4.4E-06</b>	<b>3E-06</b>	<b>4.3E-06</b>	<b>3E-06</b>	<b>1.7E-06</b>	<b>1.72E-06</b>	<b>0.001</b>
1	2.246	<b>0.004</b>	0.003	0.004	0.003	0.002	0.002	0.681
2	2.476	0.004	<b>0.003</b>	0.004	0.003	0.001	0.001	0.750
3	2.885	0.005	0.004	<b>0.005</b>	0.003	0.002	0.002	0.874
4	3.189	0.006	0.004	0.005	<b>0.004</b>	0.002	0.002	0.967
5	3.168	0.006	0.004	0.005	0.004	<b>0.002</b>	0.002	0.967
6	3.340	0.006	0.004	0.006	0.004	0.002	<b>0.002</b>	1.012
7	3.211	0.006	0.004	0.006	0.004	0.002	0.002	<b>0.975</b>

Los valores de elasticidad más altos se presentaron en las entradas de permanencias, en particular en la categoría 7, con el 50 % y 90 % de la elasticidad total para la matriz *a* y *b* respectivamente (Tabla 4.7). Los valores más bajos de elasticidad se encuentran en las fecundidades de la matriz *a* (0.20%), mientras que el crecimiento contribuye en un 24% y 1.4% para la matriz *a* y *b* respectivamente y la retrogresión sólo contribuye con un 0.20% para la matriz *b* (Fig. 4.12).

Tabla 4.7. Matrices de elasticidad para la población estudiada de *M. crucigera*. En negritas están marcados de permanencia.

a)

Categoría (t+1)	Categoría (t)							
	0	1	2	3	4	5	6	7
0	0	<b>8.39E-04</b>	<b>2.77E-03</b>	<b>3.09E-03</b>	<b>2.62E-03</b>	<b>1.19E-03</b>	<b>1.92E-03</b>	<b>3.54E-02</b>
1	0.048	<b>0.036</b>	0.002	0	0	0	0	0
2	0	0.038	<b>0.030</b>	0	0	0	0	0
3	0	0.010	0.034	<b>0.052</b>	0	0	0	0
4	0	0	0	0.037	<b>0.032</b>	0	0	0
5	0	0	0	0.005	0.016	<b>0.016</b>	0	0
6	0	0	0	0	0.011	0.014	<b>0.012</b>	0
7	0	0	0	0	0.007	0.005	0.024	<b>0.525</b>

b)

Categoría (t+1)	Categoría (t)							
	0	1	2	3	4	5	6	7
0	0	1.1E-06	4.3E-06	5.4E-06	5.2E-06	2.6E-06	4.9E-06	2.2E-03
1	0.002	0.002	0	0	0	0	0	0
2	0	0.002	0.002	0	0	0	0	0
3	0	0	0.002	0.003	0	0	0	0
4	0	0	0	0.002	0.002	0	0	0
5	0	0	0	0	0.001	0.001	0	0
6	0	0	0	0	0.001	0.001	0.001	0
7	0	0	0	0	0	0	0.002	0.973

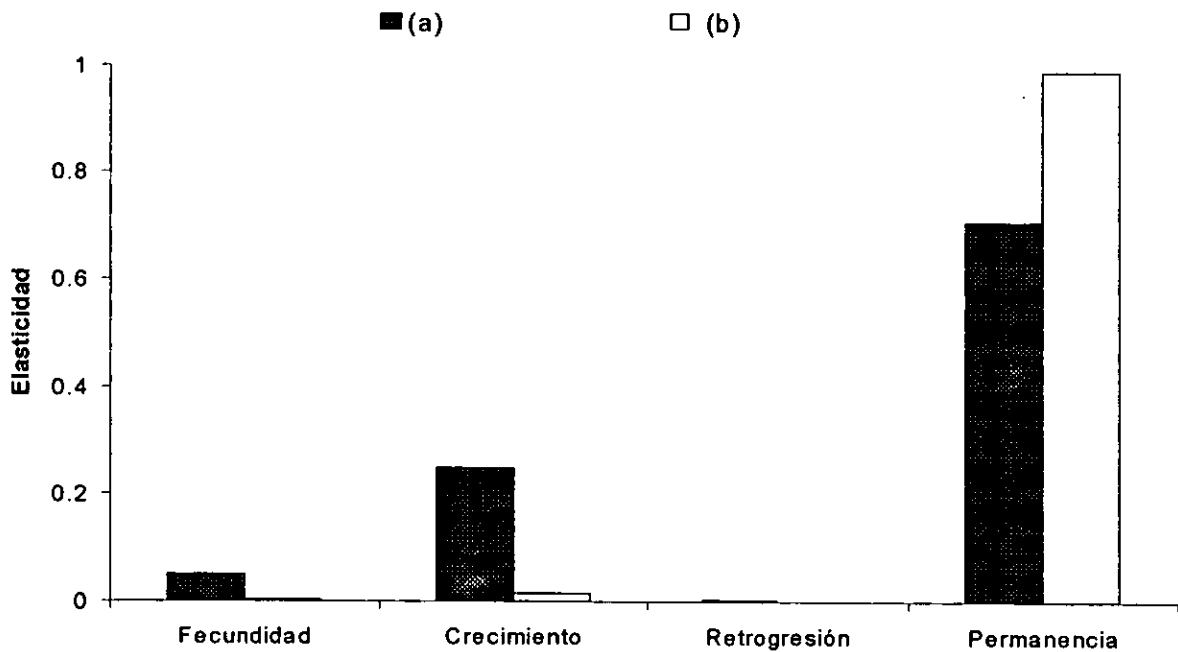


Fig. 4.12 Contribución de los diferentes componentes demográficos a la tasa de crecimiento poblacional de *M. crucigera* según los resultados de las matrices de elasticidad a y b.

## 4.5 Simulaciones numéricas y sus implicaciones para la conservación

### 4.5.1 Fecundidad.

Al modificar las entradas correspondientes a la fecundidad de las categorías reproductivas (Tabla 4.8), observamos que al aumentar 15 veces el valor original de la fecundidad el valor de  $\lambda$  es de 1.004, sin embargo, al disminuirlo en esa misma magnitud toma el valor de 0.975 (Fig. 4.13).. Podemos suponer que estos cambios podrían darse en condiciones naturales como resultado, por ejemplo, de algunos de los siguientes factores: a) variaciones en la tasa de depredación de semillas, b) variaciones en la probabilidad de germinación, c) variaciones en el éxito de la polinización, e) variaciones en la producción de frutos, f) variaciones en la cantidad de sus dispersores, etc.

Modificación en la fecundidad	Categorías							$\lambda$
	1	2	3	4	5	6	7	
15	3.915	19.365	18.630	26.370	22.500	41.820	47.850	1.004
10	2.610	12.910	12.420	17.580	15.000	27.880	31.900	0.995
5	1.305	6.455	6.210	8.790	7.500	13.940	15.950	0.986
4	1.044	5.164	4.968	7.032	6.000	11.152	12.760	0.984
3	0.783	3.873	3.726	5.274	4.500	8.364	9.570	0.982
2	0.522	2.582	2.484	3.516	3.000	5.576	6.380	0.980
<b>Original</b>	<b>0.261</b>	<b>1.291</b>	<b>1.242</b>	<b>1.758</b>	<b>1.500</b>	<b>2.788</b>	<b>3.190</b>	<b>0.977</b>
1/2	0.131	0.646	0.621	0.879	0.750	1.394	1.595	0.976
1/3	0.087	0.430	0.414	0.586	0.500	0.929	1.063	0.976
1/4	0.065	0.323	0.311	0.440	0.375	0.697	0.798	0.976
1/5	0.052	0.258	0.248	0.352	0.300	0.558	0.638	0.976
1/10	0.026	0.129	0.124	0.176	0.150	0.279	0.319	0.975
1/15	0.017	0.086	0.083	0.117	0.100	0.189	0.213	0.975

Tabla 4.9 Variaciones en  $\lambda$  como resultado de las modificaciones realizadas en la entrada de transición 0 a 1 (establecimiento de plántulas). En negritas se muestran los valores originales.

Modificación en la transición 0-1	Transición 0-1 (establecimiento de plántulas)	Valor de $\lambda$
10	0.010	0.995
8	0.008	0.992
6	0.006	0.988
4	0.004	0.984
2	0.002	0.980
<b>Original</b>	<b>0.001</b>	<b>0.977</b>
/2	1E-04	0.977
/4	1.25E-04	0.976
/6	1.66E-04	0.975
/8	2.5E-04	0.975
/10	0.0001	0.975

#### 4.5.2. Establecimiento de plántulas.

Por otro lado, se cálculo el valor de  $\lambda$  realizando modificaciones a la primera entrada de la matriz (0-1), conservando el resto de la matriz con las entradas originales. Se observa que al modificar dicha entrada 10 veces con respecto a su valor original, tanto aumentándolo como disminuyéndolo,  $\lambda$  varía entre 0.995 y 0.975, respectivamente (Tabla 4.9).

#### 4.5.3 Mortalidad

Las variaciones correspondientes a la mortalidad se hicieron de manera que simularán la incidencia de factores con efectos negativos o positivos. Suponiendo que las condiciones fueran favorables, podríamos esperar una disminución en la mortalidad y una tasa de crecimiento poblacional positiva. Sin embargo, en nuestra población, si esta disminución ocurre hasta en un 20%, el valor de la tasa de crecimiento es menor a la unidad ( $\lambda = 0.982$ ). Sin embargo, si suponemos que las condiciones son desfavorables,

podríamos esperar que aumentara la mortalidad; si este aumento se da hasta en un 20 %, entonces  $\lambda$  sería de 0.972 (Tabla 4.10).

Tabla 4.10 Simulaciones correspondientes a la tasa de mortalidad de las categorías 1 a 7. En negritas se marcan los valores originales.

Modificación en la tasa de mortalidad	Categorías								$\lambda$
	0	1	2	3	4	5	6	7	
20%		0.104	0.0108	0.076	0.036	0.054	0.020	0.030	0.972
15%		0.100	0.104	0.072	0.035	0.051	0.015	0.029	0.973
10%		0.096	0.099	0.069	0.033	0.050	0.010	0.028	0.974
5%		0.091	0.095	0.066	0.032	0.047	0.005	0.026	0.976
1%		0.088	0.091	0.064	0.030	0.045	0.001	0.025	0.977
<i>Original</i>	<b>0.999</b>	<b>0.087</b>	<b>0.090</b>	<b>0.063</b>	<b>0.030</b>	<b>0.045</b>	<b>0.000</b>	<b>0.025</b>	<b>0.977</b>
-1%		0.086	0.089	0.062	0.030	0.045	0.001	0.025	0.977
-5%		0.083	0.086	0.060	0.029	0.043	0.005	0.024	0.978
-10%		0.078	0.081	0.054	0.027	0.041	0.010	0.023	0.978
-15%		0.074	0.077	0.054	0.026	0.038	0.015	0.021	0.979
-20%		0.070	0.072	0.050	0.024	0.036	0.020	0.020	0.982

#### 4.5.4 Modificaciones en las entradas de Fecundidad y Establecimiento de Plántulas.

De manera conjunta se hicieron modificaciones en los valores del establecimiento de plántulas y de fecundidad, para ver bajo que circunstancias se obtendría una tasa de crecimiento positiva. Observando que al modificar ambas entradas entre 2 y 10 veces con respecto a su valor original, es decir, solo aumentándolas, la tasa de crecimiento varía entre 0.984 y 1.099, respectivamente (Tabla 4.11)



Tabla 4.11 Modificaciones correspondientes a las entradas de fecundidad (categoría 1 a 7) y establecimiento de plántulas (categoría 0). Los valores originales de la matriz se muestran en negritas y cursivas.

Modificación	Categoría de tamaño								$\lambda$
	0	1	2	3	4	5	6	7	
<i>Original</i>	<i>0.001</i>	<i>0.261</i>	<i>1.291</i>	<i>1.242</i>	<i>1.758</i>	<i>1.500</i>	<i>2.788</i>	<i>3.190</i>	<i>0.977</i>
2	0.002	0.522	2.582	2.484	3.516	3.000	5.576	6.380	0.984
4	0.004	1.044	5.164	4.968	7.032	6.000	11.152	12.760	1.006
5	0.005	1.305	6.455	6.210	8.790	7.500	13.940	15.950	1.020
10	0.010	2.610	12.910	12.420	17.580	15.000	27.880	31.900	1.099

## Capítulo 5. Discusión.

### 5.1 Demografía descriptiva.

La densidad reportada para la población estudiada de *M. crucigera* ( $1.77 \pm 1.88$ ), fue baja. Sin embargo, al compararla con la que presentan otras especies globosas y toneliformes es relativamente elevada. En *M. dixanthocentrum* la densidad fue de 0.097 a 0.128 ind/m<sup>2</sup>, en *M. napina* de 0.035 a 0.127 ind/m<sup>2</sup> (Martorell et al. Documento de la Facultad de Ciencias, UNAM); para *Coryphanta robbinsorum* se reporta una abundancia que va de los 0.7 a los 1.1 ind/m<sup>2</sup> (Schmalzel et al. 1995), mientras que *M. solisoides* presenta una densidad máxima de 2.080 ind/m<sup>2</sup> en una de sus localidades (Martorell et al. Doc. de la Fac. Ciencias. UNAM). Sin embargo, existen ejemplos de densidades mucho mayores, como es el caso de la población de *Lophophora diffusa* en la región de Higuierillas, Querétaro, en donde se presentan 9.84 ind/m<sup>2</sup> (Alvarez-Hidalgo et al. 1999). En muchos de los casos mencionados las poblaciones se encuentran fuertemente amenazadas, principalmente por las prácticas de pastoreo de ganado caprino y para la conversión en tierras agrícolas. De esta manera, la abundancia de las especies nos habla de su capacidad de colonización y de sus limitantes biológicas, así como de la manera a la que responden a diversos factores de perturbación natural o artificial (Harper 1981; Rabinowitz 1981; Sloan-Denslow 1985; Olmsted y Alvarez-Buylla 1995).

Sin embargo, lo que determina la rareza de *M. crucigera* no es su abundancia (que en efecto, podría considerarse elevada en algunos sitios), sino su alta especificidad ambiental (dada particularmente por el tipo de sustrato) y el limitado número de localidades para los que se encuentra reportada. Nuestras observaciones y algunos antecedentes conocidos de manera informal sobre la especie, nos hablan de que *M. crucigera* está siendo un elemento florístico cada vez menos conspicuo en su localidad. En la zona de estudio se encontraba en pendientes menos abruptas en el año de 1986, es decir, en las faldas del cerro (Jerónimo Reyes *com. pers.*). Parece ser que las prácticas de pastoreo de ganado caprino y el recientemente aumento en su intensidad, son el principal factor, que ha provocando un decaimiento en los tamaños poblacionales en las faldas del cerro, y en un menor grado los eventos de erosión del suelo por factores eólicos e hídricos. Este fenómeno también se ha observado en poblaciones de *Ferocactus histrix*, en donde la intensidad del pastoreo ha provocado una disminución en su abundancia,

debido a que la actividad de las cabras inhabilita la incorporación de materia orgánica al suelo e incrementa la cantidad de terreno desnudo, provocando así un aumento en la tasa de erosión; además, en *F. histrix* es frecuente la extracción de ejemplares para la producción de un dulce conocido como acitrón (del Castillo 1982). En varias poblaciones de cactáceas (por ejemplo, *Echinocactus platyacanthus* (Trujillo 1992), *Lophophora diffusa* (Alvarez-Hidalgo *et al.* 1999), etc.) se ha visto que las causas de disturbio más frecuentes son: 1) la destrucción del hábitat ya sea por factores de erosión, pastoreo, actividades agrícolas y para la construcción de vías de comunicación (Arias 1994; Esparza 1997; Quijas 1999); 2) la colecta ilegal de especímenes (incluyendo el germoplasma); y 3) pérdida del hábitat natural, de algunas especies que presentan una alta especificidad de hábitat (por ejemplo, por sus preferencias hacia características edáficas particulares –Steenbergh y Lowe (1969).

El cálculo de los índices de crecimiento individual de las plantas ha permitido determinar su expectativa de vida, la estructura de edades de sus poblaciones y especular sobre eventos ambientales pasados que influyen en el establecimiento de nuevos individuos, conociendo así el estado actual de las poblaciones (Werner y Caswell 1977; Steenbergh y Lowe 1983; Parker 1988). Sin embargo, son pocos los estudios de este tipo que se han realizado con cactáceas y la mayoría de ellos se limitan a especies columnares, analizando incrementos en diámetro y altura.

Al realizar el seguimiento del crecimiento de los individuos de *M. crucigera* en el campo y de las plántulas de tres meses de edad en el invernadero, fue posible estimar la tasa de crecimiento según su área acumulada. En las tasas discretas de crecimiento que se reportan para *M. crucigera*, obtuvimos que los individuos de menor área están creciendo a tasa relativamente lentas, es decir categoría 1 y 2 ( $1.237 \text{ cm}^2/\text{año}$ ) al igual que los individuos de las categorías 5 y 6, mientras que los de categorías intermedias presentan tasas de crecimiento más altas. Este comportamiento es similar al del de otras especies de cactáceas que se han estudiado, tanto columnares como globosas, en las que se presenta una tendencia a disminuir la tasa discreta de crecimiento conforme el tamaño de la planta aumenta, pero difiere en el sentido de que las mayores tasas de crecimiento están en las categorías intermedias y no en las primeras que corresponde a los individuos de menor tamaño. Por ejemplo, *M. magnimamma* presenta tasas de crecimiento mayores para los individuos de menor tamaño ( $1.643 \text{ cm/cm/día}$ ) y va

disminuyendo conforme incrementa el diámetro de la planta (1.208 cm/cm/día). Por otro lado, ejemplos de este tipo de patrón de crecimiento se presenta en *Stenocereus thurberi* y *Lophocereus schottii* (Parker 1988), *Cephalocereus columna-trajani* (Zavala-Hurtado y Díaz-Solis 1995), *Neobuxbaumia macrocephala* (Vilchis, en preparación) y *Carnegia gigantea* (Jordan y Nobel 1982). Este tipo de patrón de crecimiento podría deberse a que: a) en plantas de mayor tamaño los recursos disponibles están destinados tanto a la incorporación de biomasa como a la promoción de estructuras reproductoras (Parker 1988; 1989; Zavala *et al.* 1991 b), y b) conforme la planta crece se presentan cambios en su geometría, la cual puede o no favorecer la interceptación de la radiación fotosintéticamente activa y la toma de CO<sub>2</sub> (Parker 1988, 1989).

En los estudios que han estimado la tasa de crecimiento de las cactáceas se han evaluado diferentes variables, ya sea por el diámetro acumulado de los tallos como en el caso de *M. magnimamma* (Quijas 1999; López- Villavicencio 1999) o por el número de ramas, como es el caso de muchas columnares, por ejemplo en *S. thurberi* (Parker 1987, 1988). Las tasas de crecimiento encontradas en *M. crucigera* en donde se muestra que los individuos pequeños crecen a tasa más lentas, sugiere que en estos estudios son sumamente susceptibles a las condiciones del ambiente; las observaciones que se realizaron durante un año en plántulas en el invernadero muestra que estas no presentan incrementos visibles en su tamaño en este tiempo.

Las tasas de crecimiento reportadas aquí lo que representan es el número de veces que incrementa el área de una planta a lo largo de un año; esto, a su vez, nos permite hacer estimaciones de la edad de los individuos, a partir de su área acumulada. Según estas estimaciones, una planta con un área de 200cm<sup>2</sup> tiene una edad aproximada de 48 años, que es la longevidad máxima estimada para los individuos muestreados. En contraste, la edad máxima para *M. magnimamma* es de 22 años con un diámetro acumulado de 104 cm (Quijas 1999). Esto muestra que *M. crucigera* es una especie más longeva, quizás precisamente como producto una lenta tasa de crecimiento en las primeras etapas de desarrollo.

El conocimiento de la estructura de edades de una población nos puede ayudar a identificar periodos en los que se dio un mayor establecimiento de individuos, relacionándolos con la incidencia tanto por factores bióticos como abióticos (condiciones

climáticas, eventos de perturbación etc.) (Parker 1987; 1988, 1989). La estructura de edades de *M. crucigera* está compuesta principalmente por individuos adultos, es decir, el 70 % de los individuos tienen entre 21 y 48 años de edad. En general, este tipo de estructura caracteriza a poblaciones que están decreciendo, en las que la proporción de individuos recién establecidos es prácticamente nula. Al comparar este tipo de estructura poblacional con otras especies del género que también se distribuyen en Tehuacán-Cuicatlán, tales como: *M. napina*, *M. dixantrocentrum*, *M. krahenbuehli* y *M. supertexta*, se observa que en general las poblaciones están compuestas principalmente por individuos adultos (Martorell *et al.* Doc. de la Fac. Ciencias. UNAM). En otras cactáceas como *Lophophora diffusa* (Alvarez-Hidalgo *et al.* 1999) y en *Carnegiea gigantea* (Jordan *et al.* 1982) se ha descrito también este tipo de patrón, que corresponde a especies en las que el establecimiento de individuos es escaso, por representar una etapa de gran vulnerabilidad. En la población estudiada esto último lo vemos reflejado en el hecho de que los individuos de 1 a 8 años de edad no se encuentran representados. Esto nos habla de una población que quizás a la larga tienda a decrecer por ausencia de nuevos reclutas, lo cual enfatiza la necesidad de proteger a esta y otras especies con características demográficas parecidas.

## 5.2 Biología Reproductiva.

El periodo reproductivo de muchas cactáceas se inicia en las épocas del año en las que los fotoperíodos son más largos; tal es el caso de *M. magnimamma* (Quijas 1999); *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza 1998; Vilchis, en preparación); *Neobuxbaumia tetetzo* (Godínez-Alvarez *et al.* 1998) y *Penicereus stiatius* (Suzán *et al.* 1994), entre otros. En el caso de *M. crucigera*, la floración inicia en invierno, presentando su máxima producción de botones florales a mediados de la estación y las flores maduras a finales de la misma al igual que en *M. pecnifera*, *M. napina*, *M. hernandezii*, en general en la serie *supertexta* (observación personal de Eduardo Peters, Carlos Martorell y Santiago Arizaga), cuando las temperaturas empiezan a incrementar; estos eventos abarcan ocho meses del año y culminan en el mes que precede a la época de lluvias. Se observa que *M. crucigera*, al igual que otras especies globosas tienen un periodo reproductivo más extendido y menos sincrónico que las columnares, por ejemplo *Echinocactus*, *Platyacanthus* y *Ferocactus histrix* (del Castillo 1982; Trujillo 1992).

La floración en un mismo individuo de *M. crucigera* se da de manera secuencial, es decir, en una misma planta es posible observar diversos estadios de desarrollo floral. Esto quizás se debe a la poca duración de la antesis floral que va de 2 a 3 días y a lo prolongado de su período de floración. Este proceso es similar al reportado para *Ferocactus robustus* y *M. magnimamma*, en donde se reportan que la antesis floral fue de 2 días (Quijas 1999; Piña y Martínez 1999). También se ha reportado que para otras especies de cactáceas la duración de la antesis floral es de alrededor de 5 a 6 días, como es el caso de *Ferocactus histrix* (del Castillo 1982).

En *M. crucigera* la fructificación se presenta de manera continua, es decir, a lo largo de todo el año. Esto puede deberse a que los frutos que se registraron en un momento dado fueron el producto de flores polinizadas tiempo atrás, es decir, quizás el proceso de maduración del fruto es relativamente lento. Este comportamiento también se observa en *Echinocactus platyacanthus*, en el que su periodo de fructificación comprende alrededor de once meses; presentando también un periodo prolongado de floración (Trujillo 1982). Varios autores coinciden en la interpretación de los periodos prolongados de floración y fructificación como una "estrategia" que genera una disminución de la competencia interespecifica por polinizadores o dispersores de semilla (del Castillo 1982; León de la Luz y Valiente-Banuet 1994).

A pesar de la disparidad climática (el fenómeno de el niño) que hubo en la zona de estudio, durante los dos años de registro, el inicio y culminación de las fases reproductivas fue muy similar entre los dos años de seguimiento y no hubo diferencias significativas en la producción de estructuras reproductivas, aunque su número fue ligeramente mayor en el primer año (1997-1998) que en el segundo. En otras especies de cactáceas se ha observado que la cantidad de estructuras reproductivas varía de un año a otro y esto se ve afectado principalmente por las condiciones climáticas y los eventos de perturbación. Tal es el caso de *Peniocereus striatus*, donde la biología floral se ve afectada por la extracción de madera para la producción de carbón, lo que ha llevado a una disminución en la abundancia de los polinizadores de esta cactácea; además, el empleo de pesticidas reduce el vigor de las plantas, produciendo una escasez de botones florales y de frutos y una disminución del número de semillas por fruto (Suzán *et al.* 1994). En *M. magnimamma* la variación en la producción de frutos de un año a otro aparentemente se debe principalmente a las diferencias en la precipitación y a la

ocurrencia de incendios naturales y/o provocados que inciden en su área de distribución (Quijas 1999; López-Villavicencio 1999).

Los registros de la edad o del tamaño a la primera reproducción son de gran importancia debido a que nos hablan de la historia de vida de las plantas y de cómo pueden influir estos atributos en la dinámica numérica de las poblaciones. Sin embargo, son pocos los estudios que abordan este tema en especies de la familia cactaceae, particularmente en especies globosas y toneliformes que son comparables con *M. crucigera*. Del Castillo (1982) reporta que para *Ferocactus histrix*, la edad a la primer reproducción va de los 11 a 15 años; en el caso de *Mammillaria magnimamma* la edad promedio a la primer reproducción es de 4 años (Quijas 1999). En *M. crucigera* se presenta la primer reproducción de los 10 a 13 años. Esto quiere decir que un individuo no se puede considerar formalmente "reclutado" a la población (desde un punto de vista demográfico) hasta que llega a esa edad. A su vez, la probabilidad de que un individuo sobreviva hasta esa edad es sumamente baja.

Los individuos de *M. crucigera* producen una mayor cantidad de frutos conforme alcanzan mayor área acumulada y la categoría de tamaño que contribuye de manera más significativa a esta variable es la cinco. Este mismo comportamiento se ha encontrado en otras especies de cactáceas (y de otras plantas en general), en las que el aumento de la fecundidad está relacionado con el incremento de tamaño de la planta y, a su vez, con un aumento en el número de ramas o tallos (Steenbergh *et al.* 1977 a y b; Parker 1988, Yeaton *et al.* 1980; Martínez 1998). *M. crucigera* produjo un promedio anual de 2.269 y 1.744 frutos por planta durante los periodos 1997-98 y 1998-99 respectivamente. Entre las cactáceas globosas y toneliformes que resultan comparables con nuestra especie, *Coryphanta robbinsorum* produce un promedio anual de  $1.58 \pm 0.89$  frutos por individuo reproductivo; *Ferocactus histrix* produce de 7.6 a 9 frutos por planta; *M. magnimamma* de 0.1 a 19 frutos por planta dependiendo de la edad y *Echinocactus platyacanthus* alcanza hasta los 18.05 frutos por individuo (del Castillo 1982; Trujillo 1982; Schamalzel *et al.* 1995; Quijas 1999). Los valores presentados fluctúan bastante entre las especies y son menores cuando se les comparara con los reportados para las especies columnares.

Con respecto a los frutos, es importante recordar que *M. crucigera* produce frutos internos y externos, siendo los primeros los que se encuentran enterrados entre las axilas de cada tubérculo. El número promedio de semillas por fruto fue estadísticamente equivalente, para frutos internos y externos. Sin embargo, si se le compara contra el número de semillas por fruto en otras especies de cactáceas globosas y toneliformes el de nuestra especie resulta ser más bajo. Por ejemplo, en *M. magnimamma* se producen 85 a 93 semillas por fruto (Quijas 1999) en promedio, mientras que en *Coryphantha robbinsorum* se producen de 20 a 50 semillas por fruto (Schmalzel *et al.* 1995). La cantidad de semillas producidas por fruto al parecer está en función de una serie de variables, como el número y la eficiencia de los polinizadores, del éxito reproductivo y de la sincronía en la floración, el número de óvulos disponibles, la duración de la floración y de la disponibilidad de nutrientes.

### 5.3 Estadios tempranos de desarrollo.

La germinación tiene un papel determinante en el ciclo de vida de las plantas, ya que dependiendo del momento y de las condiciones en las que ocurra, va a existir un mayor o menor riesgo de mortalidad (Bidwell 1979, Mayer y Poljakoss-Mayber 1982, Ruedas 1999). Los primeros estadios de desarrollo representan un periodo crítico en el ciclo de vida de las plantas, pues es una de las etapas de mayor vulnerabilidad ante los diversos factores bióticos y abióticos. Cada especie tiene requerimientos específicos para la germinación de sus semillas y las diversas respuestas que muestran ante la variabilidad de las condiciones a las que se encuentran expuestas pueden ser entendidas como "estrategias" que dan como resultado un incremento en la probabilidad de sobrevivencia y establecimiento de la planta (Mayer y Poljakoss-Mayber 1982).

Los resultados de este trabajo muestran que la germinación de las semillas de *Mammillaria crucigera* puede ser relativamente variable, presentando un promedio del 78.66% en semillas de dos meses de edad. En general los ensayos realizados presentan una variación entre el 8.5 y el 82.3 % bajo condiciones controladas. Es importante notar que el mayor valor de germinación se obtuvo empleando como sustrato tierra de su localidad. Es posible que esta preferencia para germinar en un sustrato particular sea uno de los factores que explique la alta especificidad edáfica de esta especie. Otra



característica importante es la velocidad de germinación de las semillas que, entre otras cosas, nos puede hablar de su capacidad para formar bancos de semillas en el suelo. En muchas especies de cactáceas generalmente se ha asumido que no se forma un banco persistente de semillas en el suelo, la germinación ocurre de manera muy rápida una vez que se presentan las condiciones de humedad adecuadas. Bajo condiciones controladas las semillas de *M. crucigera* comienzan a germinar de manera continua a partir del día 10 y hasta el día 23 después de la siembra, es decir, germinan en un periodo relativamente corto. Por este motivo hemos supuesto, para efectos de este trabajo, que las semillas de esta especie no forman, un banco persistente de semillas en el suelo. Sin embargo, este es tan solo un supuesto, ya que, los frutos internos podrían estar fungiendo como un banco de semillas, por lo que sería de interés corroborar su validez.

En comparación con otras especies de cactáceas *M. crucigera* presenta un porcentaje de germinación relativamente bajo y una respuesta germinativa un tanto retardada. Por ejemplo, en el caso de *Echinocactus platyacanthus* en condiciones controladas y en suelos sedimentarios, se registró una probabilidad de germinación del 79 % y en el campo fue mayor al 75% (Trujillo 1982); en *Astrophytum miryostigma* en condiciones controladas de luz y humedad fue del 90% comenzando a germinar al cuarto día después de la siembra (Beristain 1997); *M. magnimamma* presenta porcentajes de germinación superiores al 80% (Ruedas 1999); *Ferocactus histrix* presenta una viabilidad del 98% (Escobar y Huerta 1999), mientras que en el caso de *Camegia gigantea* tiene un porcentaje del 73% en condiciones controladas y comienza a germinar al quinto día después de la siembra (Steenbergh y Lowe 1969).

En este trabajo no se observó germinación en condiciones naturales. Esto nos hace suponer que las probabilidades de que una semilla germine son muy bajas, lo cual posiblemente se deba a la elevada aridez y a la relativa lentitud de la respuesta germinativa. Por otro lado las prácticas de pastoreo de ganado caprino que hemos observado en su área de distribución, seguramente han ido disminuyendo el número de sitios seguros para la germinación. Del Castillo (1982) ha documentado que en una población de *Ferocactus histrix* el tipo de sustrato tiene un papel ecológico determinante en la germinación, ya que los suelos calizos en los que habitan muchas cactáceas tienen una estructura muy fina, por lo que la retención del agua se da al nivel de la superficie del suelo; esta humedad se pierde rápidamente por evaporación y afecta la capacidad de

imbibición de la semilla. Otros factores importantes en el destino de la semilla es su pérdida o muerte a causa del acarreo por viento o por agua y por depredación. Es importante recordar que los resultados obtenidos en esta parte del experimento deben de ser tomados con cautela, pues su seguimiento se realizó de manera mensual, por lo que se pudieron haber perdido datos de eventos de germinación ocurridos durante los primeros meses posteriores a la siembra.

Se ha documentado que en varias poblaciones de cactáceas el establecimiento de plántulas, se ve favorecido cuando se encuentran asociadas a especies vegetales perennes, conocidas como plantas nodrizas. Durante esta etapa la mortalidad es muy alta, ya que la plántula tiene poca capacidad para sobrellevar las condiciones de estrés a las que esta sometida y este tipo de asociación, que algunos autores consideran como mutualista favorece el establecimiento y la sobrevivencia de las plántulas (Jordan y Nobel 1981; McAuliffe 1984; Franco y Nobel 1989, Valiente- Banuet *et al.* 1991 a y b). Sin embargo en años recientes se ha visto que esta asociación también puede estar dada por algún elemento del ambiente que le provea a la plántula condiciones microambientales que favorezca su desarrollo, por lo que el establecimiento de las plántulas ocurre en los llamados sitios seguros. La asociación de muchas especies de *Mammillaria* con rocas y otros elementos abióticos del medio (Peters y Martorell 1999) sugiere que bajo estas condiciones la sobrevivencia podría verse incrementada. En el medio que ocupa *M. crucigera*, es posible que se presente este mismo fenómeno, pues las paredes de roca caliza y silicatos de los cerros en los que habita presentan un gran número de oquedades o intersticios que en un momento dado podrían estar fungiendo como sitios seguros (por ejemplo, protegidos de la radiación solar directa) para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas.

Con respecto a esto último, es posible que la intensa mortalidad de plántulas que se observó en los experimentos de campo se haya debido a un error en el diseño experimental, debido a que no se sembraron en el tipo de sitios seguros descritos con anterioridad (y que son, por cierto, el tipo de sitios en los que se presentan con mayor frecuencia individuos pequeños). En el experimento de campo las plántulas se sembraron bajo *Opuntia pilifera* y bajo *Jatropha neopauciflora*, así como, en sitios totalmente expuestos, lo cual llevó a una mortalidad del 100% en 24 horas. La principal causa de mortalidad fue la deshidratación, aunque también se observó la desaparición de algunas

plántulas. A la edad de cinco meses las plántulas de *M. crucigera* aún no presentan el desarrollo de areolas ni espinas; estas estructuras tienen la cualidad de reducir la pérdida de agua por transpiración. Por otro lado, en estadios tempranos de desarrollo se ha reportado que algunas especies de cactáceas a los cinco meses de edad presentan un metabolismo  $C_3$  haciéndolas más susceptibles tanto al ataque por herbívoros, como a las condiciones de elevada aridez (Altesor *et al.* 1992). De esta manera tanto los resultados de germinación como los de sobrevivencia de plántulas en condiciones naturales, están reflejando de algún modo las condiciones con las cuales se están enfrentando estas etapas del ciclo de vida de *M. crucigera* que resultan ser críticas en la dinámica de la población. Sin embargo la actividad de los frugívoros tiene un papel importante en el destino de la semilla.

En otras especies de cactáceas se ha reportado que la elevada mortalidad durante las fases tempranas del ciclo de vida está dada principalmente por las condiciones de elevada aridez; la alta exposición solar y el efecto del tipo de sustrato (Steenbergh y Lowe 1977a; Jordan y Nobel 1981), ya que la coloración blanquecina de los suelos calizos presenta un elevado albedo, lo cual incrementa la probabilidad de insolación de la plántula y retarda el proceso de imbibición de la semilla (del Castillo 1982). Por otro lado, las altas temperaturas a nivel de la superficie del suelo pueden atrofiar su actividad fotosintética por la destrucción de las células del clorenquima (Steenbergh y Lowe 1977a; Jordan y Nobel 1981; Bowers 1997). Otros factores que pueden afectar la sobrevivencia de las plántulas son el volumen de agua almacenado, el cual está en función de la geometría de la planta, la orientación y el ángulo de la pendiente, o la depredación (Trujillo 1982, León de la Luz y Valiente-Banuet 1994; Esparza 1998, Leirana y Parra 1998).

#### 5.4 Análisis Matricial.

Para la construcción del modelo matricial se partió de la clasificación de los individuos en ocho categorías de tamaño definidas según el área acumulada de sus tallos. Como en los ensayos de germinación y sobrevivencia de plántulas no se obtuvieron resultados, fue necesario estimar dos entradas de la matriz: a) la transición de la categoría 0 a la 1, donde se partió del supuesto de que sólo una de cada mil plántulas sobrevive al año siguiente; es claro que este valor es arbitrario y seguramente puede variar según las condiciones del medio, pudiendo ser más elevado o inclusive menor; b) La fecundidad,

cuyos valores son función tanto de la producción de frutos como de la probabilidad de germinación; con respecto a la germinación, lo que hicimos fue emplear uno de los valores más bajos obtenidos a partir de los ensayos de germinación en condiciones controladas (41%), así como un valor hipotético de probabilidad de germinación de 0.01, que pretende reflejar la baja probabilidad de germinación que seguramente se presenta en esta población. Esto llevó a la construcción de dos matrices de transiciones, cuya diferencia radica en este valor de germinación incorporado al cálculo de la fecundidad.

Como ambas matrices están basadas en estas dos entradas hipotéticas (germinación y sobrevivencia de plántulas), es necesario tomar los resultados demográficos con cierta cautela. Sin embargo, el análisis matricial de todas maneras nos revela información importante sobre la biología de la especie y representa material valioso, precisamente por que nos permite evaluar la importancia de estas fases tempranas del ciclo de vida en la dinámica numérica de la población. Nótese que una de las matrices (germinación=41%) describe a una población con una tasa de crecimiento que está creciendo, mientras que la otra (germinación=1%) describe a una población que está decreciendo. Esto nos habla de la importancia de que la fase de germinación sea relativamente exitosa para asegurar el mantenimiento de la población. Este tipo de consideraciones se retomarán mas adelante también al analizar la parte de simulaciones numéricas.

Los resultados de las tasas de crecimiento obtenidas para las matrices ( $\lambda = 1.041 \pm 0.057$  y  $\lambda = 0.977 \pm 0.049$  para *a* y *b* respectivamente) muestran que estas en realidad no difieren de la unidad, por lo que podría pensarse que la población estudiada se encuentra cercana al equilibrio numérico. Sin embargo, este resultado debe tomarse con cuidado, pues nuestras observaciones de campo sugieren que la mortalidad supera por mucho al número de individuos nuevos que logra establecerse, lo cual da lugar, en el largo plazo, al decaimiento del tamaño poblacional. Es necesario tomar en cuenta que, según los resultados de los experimentos de germinación y mortalidad de plántulas en el campo, el valor de  $\lambda$  podría ser incluso mucho menor al reportado en este estudio. En la gráfica de estructura de edades puede verse reflejado este hecho, ya que aparentemente en ocho años no ha habido establecimiento de individuos; es claro entonces, que las fases tempranas del desarrollo constituyen un filtro bastante significativo y prácticamente no se está dando el reclutamiento de nuevos individuos a la población.

Con respecto a los diferentes componentes de la matriz, podemos observar que la fecundidad de los individuos de *M. crucigera* aumenta conforme estos alcanzan mayores tamaños. Este patrón es similar al reportado para otras especies de cactáceas tanto columnares como globosas, entre las que se encuentra *Carnegia gigantea*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *Neobuxbaumia macrocephala*, *Lophocereus schottii*, *Coryphanta robbinsorum*, *M. magnimamma* y *Ferocactus histrix*. Esto puede deberse a que los individuos de mayor tamaño poseen mayor cantidad de recursos que pueden estar asignando a la reproducción y por que al tener mayor número de tallos o ramas existe un mayor número de meristemos florales (Steenbergh y Lowe 1977b, Parker 1987, 1989, Schmalzel *et al.* 1995, Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet 1999; Quijas 1999).

La mortalidad de los individuos de *M. crucigera* mostró un patrón inverso a la fecundidad, lo cual concuerda con lo reportado por Schmalzel *et al.* (1995), Byers y Meagher (1997), Esparza (1998), Moloney (1988), Quijas (1999) y Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet (1999), pues es mucho mayor en individuos pequeños y disminuye al aumentar el tamaño de las plantas. La muerte de los adultos se debió principalmente a la caída de partes de las paredes del cerro por eventos de perturbación natural y erosión, así como por el ataque de herbívoros. Un cerambicido del género *Monoilema*, se ha reportado como herbívoro de algunas especies suculentas como las opuntias principalmente (Daniel Barreto com. pers.) y también se ha observado en *Coryphanta robbinsorum* (Schmalzel *et al.* 1995). En *M. crucigera* también se detectó la presencia de este tipo de herbívoro, quien se alimenta de los tallos causando grandes daños. Otra causa importante de muerte fue la presencia de un agente mucilaginoso que provocó un amarillamiento en los tallos, lo cual disminuyó el vigor de las plantas. Este fenómeno también se ha reportado en especies como *Cephalocereus columna-trajani* (Zavala-Hurtado y Díaz-Solis 1995) y *Coryphanta robbinsorum* (Schmalzel *et al.* 1995) y aparentemente corresponde a ataque por bacterias.

Uno de los principales resultados del análisis matricial es la descripción de la estructura de estable de tamaños ( $w$ ), es decir, la estructura que presentaría la población de mantenerse constantes los parámetros de la matriz por un tiempo prolongado. Primero, es importante señalar que la estructura actual de la población difiere de manera significativa de las dos estructuras estables obtenidas. Estas últimas se caracterizan por presentar mayor proporción de individuos en la primer categoría, seguida de la última. En

la matriz que se presenta una  $\lambda$  positiva, la acumulación de individuos es mucho mayor en la primer categoría que en la matriz con una  $\lambda$  menor. Esta alta proporción de plántulas estaría dada por una capacidad de germinación relativamente alta, pero un porcentaje muy bajo de plántulas que se llegue a incorporar a la siguiente categoría.

Con respecto al valor reproductivo por categoría de tamaño; se observa que es similar en ambas matrices, con una tendencia a incrementar conforme aumenta el tamaño de los individuos, lo cual coincide con los resultados de otros trabajos de demografía en especies de palmas, herbáceas, arbustivas y suculentas (Bullock *et al.* 1994; Schmalzel *et al.* 1995; Esparza 1998; Valverde y Silvertown 1998). Este patrón de los valores reproductivos se debe a que las probabilidades de mortalidad disminuyen y la fecundidad aumenta con el tamaño de los individuos, lo cual conlleva a que su contribución a la progenie futura sea mayor.

La tasa de crecimiento poblacional tradicionalmente ha sido empleada para evaluar el estado de conservación de las poblaciones. Sin embargo, se han desarrollado otras metodologías que permiten evaluar la importancia relativa de los diferentes componentes del ciclo de vida, información esencial para identificar los estadios del desarrollo que resultan ser más vulnerables y proponer alternativas de manejo. Estas metodologías son los análisis de sensibilidad y elasticidad (Ehrlén y van Groenendael 1998).

En lo referente a los valores de sensibilidad, los mayores se encuentran en la transición de las plántulas a la siguiente categoría y en la potencialidad de crecimiento acelerado de las plántulas. Aunque esto último no representa una transición real, puede verse que la selección natural está operando sobre la tasa de crecimiento individual en esta especie. Los valores más bajos los encontramos en la fecundidad y la retrogresión. El patrón observado concuerda con lo reportado para dos especies de la familia: *N. macrocephala* (Esparza 1998) y *M. magnimamma* (López-Villavicencio 1999) así como para otras poblaciones vegetales estudiadas por Piñero y colaboradores (1984), Hernández- Apolinar (1992), Larson (1992) y Valverde y Silvertown (1998).

Con respecto a los valores de elasticidad, que pueden ser interpretados como los porcentajes con que contribuye cada uno de los elementos de la matriz a la tasa de

crecimiento poblacional, se observó que los valores más altos de elasticidad se presentan en la permanencia de los individuos de todas las categorías de tamaño, contribuyendo estas con un 70 % y 98% para la matriz *a* y *b* respectivamente; en particular la categoría 7 tuvo el valor más alto. Los valores más bajos los encontramos en el crecimiento, seguido de la reproducción y la retrogresión. Esto nos habla de que la permanencia de los individuos adultos es la fase del ciclo de vida que está contribuyendo de manera más significativa al valor de  $\lambda$ , pues estos son los que están manteniendo a la población. Este resultado es similar al reportado para otros cactus como *Carnegiea gigantea* (Steenbergh y Lowe 1977; 1983), *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza 1998); *Neobuxbaumia tetetzo* (Godínez-Alvarez y Valiente-Baruet 1999) y *Coryphanta robbinsorum* (Schmalzel *et al.* 1995); y así como, para dos especies del género que resultan comparables con nuestra especie, *M. magnimamma* (López- Villavicencio 1999) y *M. pectinifera* (Zavala *et al.* 1997). En todas estas especies se observa una contribución muy importante de la permanencia de los adultos a la tasa de crecimiento poblacional, quizás por que en todas estas el reclutamiento de nuevos individuos es escaso, por lo que el mantenimiento de la población depende, en efecto, de la sobrevivencia de los adultos.

#### 5.5 Simulaciones numéricas y sus implicaciones para la conservación.

Uno de los principales objetivos de los estudios ecológicos es analizar la abundancia de las especies, así como los factores que la están regulando. En el caso de las especies raras son pocos los estudios que abordan estos temas y que intentan determinar la manera en que dichos factores influyen en la rareza demográfica de las especies. La demografía resulta ser una herramienta útil en este sentido, pues nos permite hacer simulaciones teóricas del efecto de diferentes fenómenos demográficos sobre el comportamiento numérico de una población y así poder brindar recomendaciones para su conservación, por lo que resulta crucial incorporar este tipo de análisis en los planes de manejo de especies que estén dentro alguna categoría de conservación.

Los resultados obtenidos a partir de las simulaciones numéricas realizadas utilizando la matriz de proyección poblacional del valor mas bajo de germinación de la población estudiada de *M. crucigera* refuerzan la observación realizada con anterioridad de que un aumento significativo en la fecundidad de los individuos contribuiría de manera importante al crecimiento de la población. Cuando los valores de fecundidad se aumentan

hasta 15 veces se obtienen valores de  $\lambda$  mayores a la unidad. Esto no ocurrió al incrementar solamente el valor del establecimiento de plántulas. Sin embargo, es necesario tomar en cuenta que seguramente un aumento en la fecundidad va acompañado de un establecimiento de plántulas. A aumentar ambas entradas al mismo tiempo se vio que con un aumento de sólo cuatro veces los valores originales se obtienen  $\lambda$  mayores a la unidad. Con lo que respecta a la mortalidad de los individuos adultos al modificar estos valores no se obtuvieron tasas de crecimiento positivas. Sin embargo, es importante tomar en cuenta que estos componentes demográficos no actúan de manera aislada en la naturaleza, y su efecto sobre la tasa de crecimiento poblacional puede variar según las condiciones del medio y de la intensidad de los eventos de perturbación natural y antropogénica.

Los análisis demográficos realizados en otras especies de la familia cactaceae se han empleado para evaluar el estado de conservación en el que se encuentran las poblaciones, como en el caso de: *N. Macrocephala*, asignándole la categoría de especie rara (Esparza 1998), *Mammillaria pectinifera* como especie en peligro de extinción (Zavala et al. 1997) y *Coryphanta robinsonum* se proponen alternativas de manejo para conservar las poblaciones protegiendo a los individuos adultos y a los juveniles (Schmalzel 1995).

A lo largo de este estudio los resultados nos muestran lo inmensamente vulnerable de los estadios tempranos de desarrollo (i.e. semillas y plántulas) de *M. crucigera* y sus efectos sobre la dinámica numérica de la población. Lo anterior, sumando al efecto de los diferentes tipos de disturbio que se han observado desde hace tiempo en la zona de estudio (pastoreo de ganado caprino, erosión del sustrato, reducción de su área de distribución por cambios en el uso de la tierra), sugieren que la abundancia de esta especie está siendo afectada. En este sentido, la ausencia de individuos pequeños parece indicar que está habiendo serios problemas para el reclutamiento de nuevos individuos en la población y, por otro lado, que el establecimiento probablemente se da a manera de pulsos a través del tiempo, quizá asociados a la presencia de condiciones favorables de humedad. Las características demográficas de *M. crucigera* sugieren que su capacidad de colonización y regeneración natural es sumamente limitada. Se considera que de seguir las prácticas de pastoreo de ganado caprino y la destrucción de su hábitat la población estudiada (y seguramente también las poblaciones aledañas) se verá



fuertemente amenazada. Esto, aunado a la gran especificidad de hábitat que presenta *M. crucigera*, nos llevan a proponer su reclasificación para incluirla en la Norma Oficial Mexicana de especies en peligro, como especie *vulnerable*. De hecho, según la clasificación de la IUCN, *M. crucigera* ya está clasificada como vulnerable, puesto que cumple con las características cuantitativas definidas por esta organización para dicha categoría. Estas características son:

- a) *Un taxón vulnerable no está en peligro crítico pero está enfrentando un alto riesgo de extinción en estado silvestre en el futuro inmediato* (IUCN 1994). La población estudiada de *M. crucigera*, presenta una reducción del crecimiento de su población, tanto de manera estimada como observada. Sus poblaciones están fuertemente fragmentadas, es decir, se restringen a un tipo de enclaves edáficos que se encuentran a grandes distancias entre ellos.
- b) *Existen fluctuaciones extremas del número de individuos de cada localidad* (IUCN 1994), lo cual también se cumple para esta especie, según observaciones de Eduardo Peters y Carlos Martorell
- c) *La especie está caracterizada por una aguda restricción en su área de ocupación, o en el número de localidades (típicamente menor de 5). De esta forma dicho taxón tiene posibilidades de ser afectado por las actividades humanas o por eventos naturales cuyo impacto puede ser agravado por el hombre dentro de un periodo muy corto y así llegaría a estar en Peligro crítico* (IUCN 1994). Esto último también sucede en *M. crucigera*.

Por último, sería importante seguir realizando estudios de sus requerimientos ecofisiológicos en estadios tempranos del desarrollo para poder llevar a cabo programas de reintroducción, así como analizar de manera más concienzuda los patrones de distribución y abundancia en otras áreas y abordar aspectos de genética de poblaciones para determinar el nivel de viabilidad de las poblaciones existentes.

## 6. Conclusiones.

1. La densidad de individuos de *M. crucigera* en los cuadros permanentes de muestreo fue de  $5.06 \pm 3.49$  ind/m<sup>2</sup>.
2. La tasa de crecimiento de los individuos de menor área acumulada es inferior a la presentada por los individuos de mayor tamaño.
3. *M. crucigera* comienza su periodo reproductivo en octubre con la presencia de botones florales; la fructificación se presenta de manera continua a lo largo de año.
4. La longevidad natural estimada de las plantas de *M. crucigera* es de alrededor de 48 años, siendo los individuos de entre 28 y 40 años los mejor representados en el área de estudio.
5. La edad a la primera reproducción va de los 10 a los 13 años, cuando las plantas presentan un área acumulada mayor a los 5.74 cm<sup>2</sup>.
6. La fecundidad de las plantas incrementa conformen alcanzan tallas mayores.
7. La estructura poblacional de *M. crucigera* en la zona de estudio está representada principalmente por individuos adultos; esta estructura difiere de la estructura estable de tamaños.
8. La mayor tasa de mortalidad se presentó en los estadios de semilla y el establecimiento de plántulas.
9. Las tasas de crecimiento poblacional obtenidas con datos hipotéticos de germinación y establecimiento de plántulas no difieren de la unidad, aunque las estimaciones más realistas sugieren que la población está decreciendo.
10. Los valores de elasticidad más altos correspondieron a la permanencia de los individuos adultos, principalmente los de la categoría 7.
11. Las simulaciones indican que sólo se obtienen  $\lambda$  positivas al incrementar quince veces los valores de fecundidad, o al aumentar cuatro veces los valores de fecundidad y de establecimiento de plántulas de manera simultánea.
12. Dada la rápida destrucción de su hábitat (por el pastoreo de ganado caprino y debido a la pérdida acelerada del suelo y a la decreciente frecuencia de lugares seguros para el establecimiento de plántulas), la fragmentación natural de sus áreas de distribución, los bajos valores de su tasa de crecimiento poblacional y de su especificidad de hábitat, se propone reclasificar a *M. crucigera* en la Norma Oficial Mexicana como una especie *vulnerable*.

## Referencias.

- Altesor, A., Ezcurra and C. Silvia. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny in four cactus species. *Acta Oecologica* 13 (6): 777-785
- Anderson, E.F., M.S. and Taylor, N. P. 1994. Threatened cacti of Mexico. Royal Botanical Gardens. Kew, U.K.
- Alvarez- Hidalgo, S., C. González-Salvatierra; Juárez- Arriaga, K., M.Y. Pazarán-Navajarijo y A. H. Suzán. 1999. Análisis poblacional de *Lophophora diffusa* en la zona de Higuerrillas-Peña Blanca, Querétaro. II. Congreso Mexicano y I Congreso Latinoamerica y del Caribe de Cactáceas y otras Plantas Suculentas. Oaxaca, México. Programas y Resúmenes.
- Alvarez-Buylla, E. and Slatkin, M. 1994. Finding confidence limits on population growth rates: Three real examples revised. *Ecology* 75: 852-863.
- Anónimo 1988. Colección enciclopedia de los municipios de México. Secretaria de Gobernación y Gobierno del Estado de Puebla.
- Arias, M.S. 1994 Cactáceas: conservación y diversidad en Mexico. En: Diversidad Biológica en México. Eds. Raúl Gio-Argáez y Eucario López-Ochoterena. Vol. Esp. XLIV. Sociedad Mexicana de Historia Natural. Pag. 109-116.
- Arias, M.S., S. Gama-López y L.U. Guzmán. 1997. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A.L. Juss. Instituto de Biología. U.N.A.M.
- Arizaga, S. 1998. Biología reproductiva de *Agave macroacantha* Zucc, en Tehuacán, Puebla. Tesis de Doctorado en Ecología. UNAM.
- Begon, M., J.L. Harper and C.R. Townsend. 1986. Ecología. individuos, poblaciones y comunidades. Omega. Barcelona, España.
- Begon, M, and Mortimer, M. 1996. Population Ecology: A unified study of animals and plants. Blackwell Science, Great Britain.
- Beristain, M. S.R. 1997. Germinación de *Astrophytum myriostigma* Lemaire en relación con la disponibilidad de luz, lugar de procedencia y reguladores de crecimiento. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Bidwell, R.G.S. 1979. Fisiología vegetal. AGT. México.
- Bowers, J.E. 1997. Demographic patterns of *Ferocactus cylindraceus* in relation to substrate age and grazing history. *Plant Ecology*. 133: 37-48.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México. Vol. I. UNAM. México, D.F.
- Bravo-Hollis, H y H. Sánchez- Mejorada. 1991. Las cactáceas de México. Vol. III. UNAM. México, D.F.

- Bullock, J.M., B. Clear- Hill, Silvertown, J.** 1994. Demography of *Cirsium vulgare* in grazing experiment. *Journal of Ecology*. 82: 101-111.
- Byers, L.D y R.T Meagher.** 1997. A comparison of demographic characteristics in a rare and common species of *Eupatorium*. *Ecological Applications*. 7 (2): 519-530.
- Cardel, Y., V. Rico-Gray, J.G. García-Franco y L.B. Thien.** 1997. Ecological status of *Beaucarnea gracilis* an endemic species of the semiarid Tehuacan Valley, Mexico. *Conservation Biology*. Vol 11 No 2 (367-374).
- Caswell, H.** 1989. *Matrix populations models*. Sinauer Associates Inc. Publishers. Sunderland, MA.
- Ceballos, G.** 1993. Especies en peligro de extinción. *Ciencias Número especial* 7(5-10).
- Cochran, E. M. y Ellner S.** 1992. Simple methods for calculating age-based life history parameters for stage- structure population. *Ecological Monographs* 62(3): 345-364.
- de Kroon, H., Plaisser, A. y van Groenendael, J.** 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- del Castillo, S.R.F.** 1982. Estudio Ecológico de *Ferocactus histrix* (DC.) LIDSAY. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM.
- Eguiarte, L.E. y D. Piñero.** 1990. Genética de la conservación. Leones vemos, genes no sabemos. *Ciencias. Número. especial.* 4: 34-47.
- Ehrlén, J. y J. Van Groenendael.** 1998. Direct Perturbation Analysis for Better Conservation. *Conservation Biology* Vol. 12. No 2: 470-474.
- Escobar, S.V.E y M. F.M. Huerta.** 1999. Relaciones Ecológicas de *Ferocactus histrix* (D.C) Lindsay en los Llanos de Ojuelos, Jalisco-Zacatecas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. Tomo XLIV 44(2): 40-48.
- Esparza, O.L.G.** 1998. Estudio poblacional de *Neobuxbaumia macrocephala*: análisis matricial. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Ezcurra, E.** 1990. ¿Por qué hay tantas especies raras? *Ciencias Número especial* 4(82-88).
- Fiedler, L.P. y Jain, S.K.** 1992. *Conservation biology: The theory and practice of natura conservation*. Chapman and Hall, New York and London. 507p.
- Franco, A.C. y P.S. Nobel.** 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- Franco, M.** 1990. Ecología de poblaciones. *Ciencias Número especial* 4:4-9.
- Gaston, K.J.** 1994. *Rarity*. Chapman and Hall. London

García, D.J., S.L. Fernández y A.H. Suzán. 1998. Evaluación de *Mammillaria mathildae*, cactáceae microendémica en Querétaro. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México.

Godínez- Alvarez, H. 1998, Los desiertos mexicanos, sus características e importancia. Ciencia y Desarrollo 143: 17-22.

Godínez- Alvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soil and seed ingestion by disperses on seedling growth. Journal of Arid Enviroments 39: 21-31.

Godínez-Alvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 1998. Efectividad de la dispersión de semillas de *Neobuxbaumia tetetzo* por distintas especies de vertebrados en el Valle de Tehuacán, Puebla. Taller Internacional sobre la evolución, ecología y conservación de cactáceas columnares y sus mutualistas. Programa y resúmenes. pp. 23.

Godínez-Alvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 1999. Efecto de los frugívoros sobre la dinámica poblacional de *Neobuxbaumia tetetzo* en el Valle de Tehuacán, Puebla. II. Congreso Mexicano y I Congreso Latinoamericano y del Caribe de Cactáceas y otras Plantas Suculentas, Oaxaca, México. Resúmenes y Programas

Gotelli, N.J. 1995. A primer of ecology. Sinauer Associates. Inc. Publishers. Sunderland. MA.

Harper, J.L. y White, J. 1974. The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 419-463.

Harper, J. L. 1981. The meanings of rarity. En: The Biological Aspects of Rare Plant Conservation. Eds. Hugh Synge. 189-203pp.

Hernández-Apolinar, M. 1992. Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (HBK) SCHLTR (Orquidaceae). Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.

Hernández, H.M y H. Godínez-Alvarez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. Acta Botánica Mexicana 26: 33-52.

Hernández, H. M. y R.T. Bárcenas. 1995. Endagered cacti in the Chihuahuan desert: I. distribution patterns. Conservation Biology 9(5): 1176-1188.

Hunt. 1992. CITES. Cactaceae. Checklist. Royal Botanic Gardens Kew. 190pp.

INEGI y Gobierno de Puebla. 1997. Anuario estadístico del estado de Puebla.

IUCN (Unión internacional para la conservación de la naturaleza) 1994. <http://www.iucn.com>

Instituto de Ecología, Semamap, Gobierno del estado de Puebla, Gobierno del Estado de Oaxaca.s/f. Reserva de la biosfera de Tehuacán-Cuicatlán. Ficha técnica.

Jordan, P.W. y P.S. Nobel. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to drought. Ecology 62(4): 901-906.

Jordan, P. W. y P.S. Nobel. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall, seedling establishment, and growth. *Botanical Gazette* 143(4): 511-517.

Krebs, J. C. 1994. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Addison-Wesley educational. Publishers. Inc. U.S.A.

Larson, G.J. 1992. Estudio demográfico de *Echeverria gibbiflora* DC. (Crassulaceae) en el pedregal de San Angel. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.

Lau, A. B. 1994. *Mammillaria huitzilopochtli* var. *niduliformis* Lau var. nov. *Journal of Mammillaria* 34 (4): 46-49.

Leirana, A.J.L. y T.V. Parra. 1998. Abundancia y supervivencia de *Mammillaria gaumeri* (Orcutt, 1926), una especie endémica de la costa de Yucatán. Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México. pp 65.

León de la Luz, J.L. y A.Valiente-Banuet. 1994. Las Cactáceas: un recurso natural diverso y predominantemente mexicano. *Ciencia y Desarrollo* 20(117): 58-65.

López-Villavicencio, M. 1999. Dinámica poblacional de *Mammillaria magnimamma* en la Reserva del Pedregal de San Angel. Tesis de Maestría. Fac. de Ciencias. U.N.A.M.

Maddams, B. 1992. Notes on the 1992 seed distribution. *Journal of Mammillaria* 32(1): 12-13.

Maddams, B. 1994. Species novae since the *Mammillaria* Hadbook. *Journal of Mammillaria* 34(1): 2-5.

Maddams, B. 1995. Notes on the 1995 Seed distribution. *Mammillaria* 35(1): 12-13.

Mandujano, S. M.C. 1995. Establecimiento por semilla y propagación vegetativa de *Opuntia rastrera* en dos ambientes contrastantes en la Reserva de la Biosfera de Mapimi, Durango. Tesis Doctorado en Ecología. UNAM.

Martínez, R.E. 1997. Estudio demográfico de *Sedum oxypetalum* (Crassulaceae) en Lomas del Seminario, Ajusco Medio, D.F. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.

Martínez, L.J.E. 1998. Estructura poblacional y dinámica de la reproducción de *Ferocactus viridescens* var. *viridescens* en Baja California. Resúmenes del VII Congreso latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México. pp 98.

Martorell-Delgado, C. y R. E. Peters. Conservación de cactáceas endémicas de Tehuacán-Cuicatlán. *Biología de Campo I* (1998). Documento de la Facultad de Ciencias UNAM.

Mayer, A. M. & A. Poljakoss-Mayber. 1982. *Germination of seeds*. Pergamon- Press. Grean Britain.

- Mc Aulife, J.** 1984. Prey refugia and the distributions of two Sonoran desert cacti. *Oecologia* 65: 82-85.
- Menges, E.S.** 1990. Population viability analysis for an endangered plant. *Conservation Biology* 4(1): 52-62.
- Menges, E.S.** 1992. Stochastic modeling of extinction in plant population theory to plants. En: *Conservation Biology: The theory and management*. Eds. J.K. Jain. Chapman and Hall. New York, U.S.A.
- Mesterton- Gibbons, M.** 1993. Why demographic elasticities sum to one: a postcrip to de Kroon et al. *Ecology* 74(8): 2467-2468.
- Moloney, K.A.** 1986. A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia* 69: 176-180.
- Nobel, P.S.** 1977. Water relations and photosynthesis of a barrel cactus: *Ferocactus acanthodes* in the Colorado Desert. *Oecologia* 27: 117-133.
- Nobel, P.S.** 1986. Relations between monthly growth of *Ferocactus acanthodes* and enviroment productivity index. *American Journal Botanic* 73(4): 541-547.
- Nobel, P.S.** 1989. Temperature, water availability, and nutrient levels at various soil depths- consequences for shallow-rooted desert succulents, including nurse plant effects. *American Journal of Botanic*. 76(10): 1486-1492.
- Norma Oficial Mexicana.** 1994.(NOM-ECOL-059-1994). Norma Oficial Mexicana que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y sujetas a protección especial. <http://www.conabio.gob.mx>
- Odum, E.P.** 1972. *Fundamentos de Ecología*. Interamericana. México,D.F.
- Olmsted, I and E.R. Alvarez-Buylla.** 1995. Sustaintable harvesting of tropical trees: Demography and matrix model of two plant sp in Mexico. *Ecological Applications* 5(2): 484-500.
- Parker, K. C.** 1987. Seedcrop characteristics and minimum reproductive size of organ Pipe Cactus (*Stenocereus thurberi*) in Southern Arizona. *Madroño*. 34 (4): 294-303.
- Parker, K. C.** 1988. Growth rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schotii* in Southern Arizona. *Botanical Gazette*. 149(3): 335-346.
- Parker, K. C.** 1989. Height structure and reproductive characteristics of Senita, *Lophocereus schotii* (Cactaceae) in Southern Arizona. *The Southwestern Naturalist* 34(3): 392-401.
- Peters, E.M., S. Arizaga y E. Ezcurra.** 1997. Distribución geográfica y estado actual de las poblaciones de *Mammillaria pectinifera* (Stein) F.A. C. Weber. I. Congreso Nacional sobre Cactáceas. México. Programas y Resúmenes.

Peters, E.M. y E. Ezcurra. 1998. Factores que facilitan el establecimiento de *Mammillaria pectinifera* (Cactaceae). Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México, pp. 104.

Peters, E.M. y C. Martorell. 1999. El nodricismo abiótico y su importancia en la conservación. Resúmenes del II Congreso Mexicano y I Congreso Latinoamericano y del Caribe de Cactáceas y otras Plantas Suculentas. Oaxaca.

Pierson, E. A. and R. M. Turner. 1998. An 85-year study of Saguaro (*Carnegiea Gigantea*) demography. *Ecology* 79(8): 2676-2693.

Piña, R.H.H y A.F. Martínez. 1999. Biología floral de *Ferocactus robustus* y su interacción con visitantes florales en el Valle de Zapotitlán Salinas, Pue. II Congreso Mexicano y I Congreso Latinoamericano y del Caribe de Cactaceas y otras Plantas Suculentas. Oaxaca. 89pp.

Piñero, D., Martínez-Ramos, M. y J. Sarukán. 1984. A population model of *Astrocarym mexicanum* and sensivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977-991.

Primack R.B. 1993. *Essentials of conservation biology*. Sinauer Associates. Inc. Massachusetts, U.S.A.

Quijas, F. S. 1999. Análisis demográfico por edades de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) En el Pedregal de San Angel, México, D.F. Tesis de Licenciatura (Biólogo). Fac. de Ciencias. U.N.A.M.

Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. *The biological Aspects of Rare Plant Conservation*. Ed: Hugh Synge. 205-217pp.

Ramamoorthy, P.T. y M. Elliot. 1998. Lamiaceae de México: Diversidad, distribución, endemismo y evolución. En: *Diversidad Biológica de México*. Eds. Ramamoorthy, T. P., R. Bye, Lot, A. y Fa, J. Instituto de Biología. U.N.A.M.

Riba, R. 1998. Pteridofitas mexicanas: distribución y endemismo. En *Diversidad Biológica de México*. Eds: Ramamoorthy T.P., R. Bye, Lot A. y Fa J. Instituto de Biología. U.N.A.M.

Rodríguez, O. C. E. 1998. ¿ Explica la morfología de la cubierta de espinas la distribución espacial en el hábitat de algunas especies de cactáceas? Los casos de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el Valle de Zapotitlán salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura (Biólogo). Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, U.N.A.M.

Ruedas, M. M. 1999. Germinación y crecimiento temprano de *Mammillaria magnimamma*. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias. U.N.A.M.

Schamalzel, R.J., F.W. Reichenbacher y S. Rutman. 1995. Demography study of the *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) in Southeaster Arizona. *Madroño* 42(3):

Salceda, S.B. 1996. Insectos precortesianos de la cueva de Coxcatlán del Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.



SEDUEP.s/f. Reserve de la Biosfera Tehuacán- Cuicatlán. Folleto de Divulgación.

Silvertown, J y J. Lovett-Doust. 1993. Introduction to Plant Population Biology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Sloan-Denslow, J. 1985. Disturbance-Mediated coexistence of species.???

Soberón, J. 1989. Ecología de Poblaciones. Fondo de Cultura Económica. Serie La Ciencia desde México.

Soulé, M. E. 1993. Viable population for conservation. Cambridge University Press.

Steenbergh, W.F. y C.H. Lowe. 1969. Critical Factors during the first years of life of the Saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50(5): 825-834.

Steenbergh, W.F. y C.H. Lowe. 1977. Ecology of saguaro: II. Reproduction, germination, establishment, growth, and survival of the young plant. National Park service Scientific Monograph Series, 8 U.S. Government Print Office, Washinton, D.C.

Steenbergh, W.F. y C.H. Lowe. 1977. Ecology of saguaro: III. Growth and demography. National Park service Scientific Monograph Series, 17 U.S. Government Print Office, Washinton, D.C.

Steenbergh, W.F. y C.H. Lowe. 1983. Ecology of the saguaro: III. Growth and demography. National Park Service Scientific Monograph. Serie 17 U.S. Government Print Office Washinton, D.C. USA

Styles, T. B. 1998. El género Pinus: su panorama en México. En: Diversidad biológica de México. Eds. Ramamoothy, T.P, R. Bye, Lot, A. y Fa, J. Instituto de Biología. U.N.A.M.

Suzán, H., G.P. Nabhan y D.T. Patten. 1994. Nurse plant and floral biology of rare night-blooming *Cereus*, *Peniocereus striatus* (Brandegge) F. Buxbaum. *Conservation Biology* 8(2): 461-470.

Trejo, N.M.L. 1999. Abundancia y patrón de distribución espacial de *Mammillaria magnimamma* (Haworth) Cactaceae, en el Pedregal de San Angel, México. Tesis de Licenciatura. Fac. Ciencias. U.N.A.M.

Trujillo, A. S. 1992. Estudios sobre algunos aspectos ecológicos de *Echinocactus platyacanthus* L.K. & O. en el estado de San Luis Potosí. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, U.N.A.M.

Tzec-Simá, M., Arce-Montoya M., Borges-Argaéz I. y Robert M.L. 1997. Optimización del crecimiento de *Mammillaria gaudieri*, mediante su cultivo *in vitro*. I. Congreso Nacional sobre Cactáceas. México. Programas y Resúmenes.

Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.

shrubs in a semiarid environment in central Mexico. *Journal Of Vegetations Science* 2:15-20.

**Valverde, T.** 1995. *Metapopulation dynamics of Primula vulgaris*. PhD. Thesis The Open University. U.K.

**Valverde, T y J. Silvertown.** 1998. Variation in the demography of a woodland understory herb (*Primula vulgaris*) a long the forest regeneration cycle projection Matriz Analysis. *Journal of Ecology*, 86: 545-562.

**Van Groenendael, J.M. y P. Slim.** 1988. The contrasting dynamics of two populations of *Plantago lanceolata* classified by age and size. *Journal of Ecology* 76: 585-599.

**Van Groenandael, J. De Kroon, H and Caswell, H.** 1988. Projection matrices In population biology. *Tree* Vol. 3 (10): 264-269.

**Vilchis A. B. E.** 2000. Estudio poblacional por edades de *Neobuxbaumia macrocephala* (Cactaceae) en Zapotitlán Salinas, Pue. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.

**Weiner, J.** 1988. Variation in the performance of individuals. En: *Plant Population Ecology*. Eds: Davy, A. J.; Hutchings, M, J. y Watkinson, A.R. Blackwell Scientific Publications.

**Werner, P.A. y H. Caswell.** 1977. Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds). *Ecology* 58: 1103-1111.

**Yeaton, I.R., R. Karbon y H.B.Wagner.** 1980. Morphological growth patterns of Saguaro (*Carnegiea gigantea*: Cactaceae) on flats and slopes in organ pipe Cactus National Monument, Arizona. *The Southwestern Naturalis* 25(3): 339-349.

**Zar, J.H.** 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice- Hall. Inc. New Jersey, U.S.A.

**Zavala- Hurtado, J. A. y Díaz-Solis, A.** 1995. Repair, growth, age and reproduction in the gigant columnar cactus *Cephalocereus columna-trajani* (Karwinski ex. Pfeiffer) Schuman (Cactaceae). *Journal of Arid Enviroments* 31: 21-31.

**Zavala- Hurtado, J. A, S. A. Díaz- Solis, P.P.L. Valverde y G.F. Vite.** 1997. Estudio demográfico de *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae) en el Valle de Zapotitlán, Pue. I. Congreso Nacional sobre Cactáceas. México. Programas y resúmenes.